

HANDBUCH
DER
ENTOMOLOGIE

BEARBEITET VON

DR. C. BÖRNER (NAUMBURG A. D. S.), PROF. DR. P. DEEGENER (BERLIN), PROF. DR. K. ECKSTEIN (EBERSWALDE), DR. A. HANDLIRSCH (WIEN), PROF. DR. O. HEINECK (ALZEY), DR. K. HOLDHAUS (WIEN), DR. H. v. LENGERKEN (BERLIN), PROF. DR. J. NUSBAUM † (LEMBERG), DR. O. PROCHNOW (BERLIN-GR. LICHTERFELDE), DR. L. REH (HAMBURG), PROF. DR. EW. H. RÜBSAAMEN † (BERLIN), PROF. DR. CHR. SCHRÖDER (BERLIN-LICHTERFELDE).

HERAUSGEGEBEN
VON

PROF. DR. CHR. SCHRÖDER
BERLIN - LICHTERFELDE

3 Lieferung



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER



Protapteriden lateral, bei den Eosentomiden dorsolateral an den Tergiträndern. Jedes Stigma entsendet einen Tracheenstamm, der des vorderen zieht in den Kopf, der des hinteren ins Abdomen. In diesem Verhalten haben wir es möglicherweise nicht mit primitiven Charakteren zu tun.

Nach Willem (1902) bildet *Actaletes* eine Ausnahme in der Poduridengruppe der Arthropleona (Börner) durch den Besitz von Tracheen. Es ist bemerkenswert, daß der einzige Repräsentant dieser Collembolengruppe, welcher teilweise das ererbte Tracheensystem behalten hat, eine submarine Form ist, welche periodisch mehrere Wochen unter der Wasseroberfläche lebt. An jeder Seite des Kopfes findet sich ein ovales Stigma ohne distinkte Einfassung, von welchem aus sich die Körperhaut einstülpt, ohne an Dicke zu verlieren oder eine Spiralfalte auszubilden. Dieser Tracheenstamm gibt Zweige an die Maxillenmuskulatur und den Schlundring ab, wird über den queren Adduktoren der Mandibeln sehr zartwandig und endet blind; von dem blinden Ende treten zarte Tracheen zum Kopfnervensystem. Der ganze Respirationsapparat bleibt auf den Kopf beschränkt. Er ist weniger entwickelt als der von *Smynthurus fuscus* Geer. und gleicht dem von *Smynthurides aquaticus* Bourlet.

Fig. 213.
Zweite Larve von *Lytta vesicatoria* L. am dritten Tage der Entwicklung; vergr. (Nach Beauregard aus Henneguy 1904.) Zur Demonstration des Tracheensystems.

Luftsäcke.

Eine Modifikation des Tracheensystems besteht darin, daß sich bei manchen Insekten seine Zweige zu Blasen erweitern (Lamellicornia, Fig. 214) oder stellenweise die Form mächtig aufgetriebener Säcke annehmen (Musciden, Lepidopteren, Hymenopteren, Fig. 215), welche in schwächerer Entwicklung auch bei den Ephemeriden, Sialiden und Panorpata beobachtet wurden. Diese Tracheenerweiterungen entbehren der Spiralfalte, und ihre Wände kollabieren, wenn ihr Lumen nicht mit Luft gefüllt ist. Unter den Lepidopteren finden sie sich bei guten Fliegern mit relativ schwerem Körper (Sphingiden) in bester Ausbildung, fehlen aber den Rhopaloceren, Zygaeniden, Psychiden, Cossiden und Hepialiden. Bei den Lamellicornia werden sie vor dem Auffliegen durch kräftige Bewegungen („Pumpen" der Maikäfer) mit Luft gefüllt. — Auch die wandernden Heuschrecken sowie Apiden und Musciden mit ihren verhältnismäßig schweren Körpern und kleinen Flügeln und dem

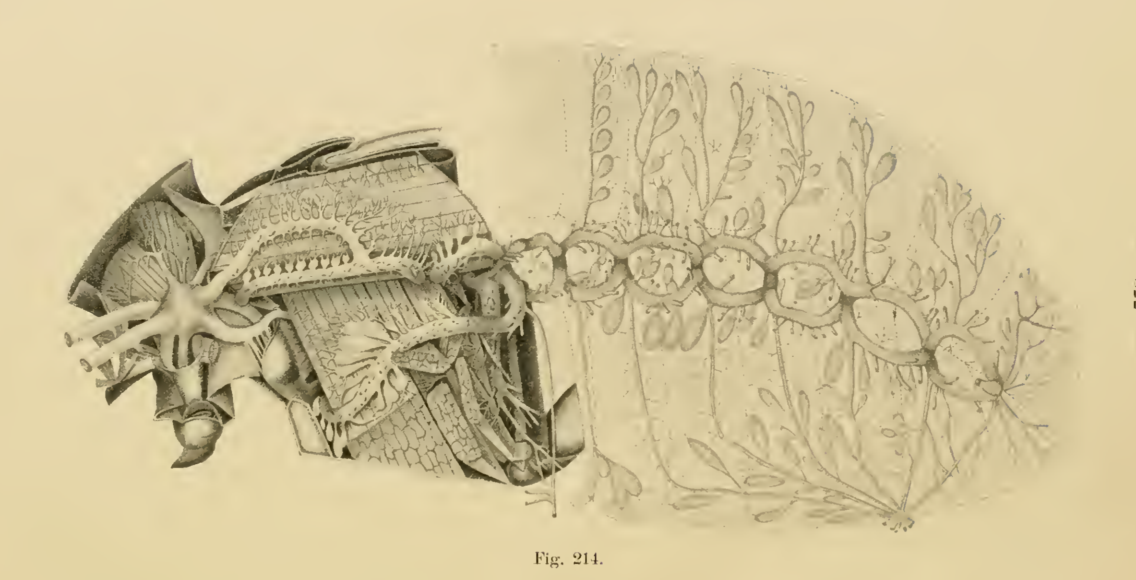


Fig. 214.

ausdauernden oder schnellen und geschickten Fluge geben Anhaltspunkte hinsichtlich der Bedeutung der Tracheenerweiterungen, die man wohl bis zu einem gewissen Grade mit den Luftsäcken der Vögel vergleichen kann. Interessant ist nach dieser Richtung hin auch die Tatsache, daß die ungeflügelten Weibchen der Lampyriden und Geometriden, deren Männchen Luftsäcke besitzen, solcher entbehren (Newport 1851).

Das hohe Atmungsbedürfnis der stundenlang in der Luft jagenden Odonaten spricht sich auch in dem Bau des Tracheensystems aus. Außer den beiden seitlichen Längsstämmen durchziehen hier den Körper noch zwei andere Paare von Längsstämmen, welche mit dem lateralen und untereinander durch Nebenstämme in Verbindung treten. Außerdem sind zahlreiche große, sackförmige Tracheenerweiterungen vorhanden (Tümpel 1901). Es ist gewiß kein Zufall, daß dieses hochentwickelte Tracheensystem sich bei den besten Fliegern unter den Insekten findet.

Bei *Bittacomorpha clavipes* F. (Tipulidae) ist der Metatarsus aller Beinpaare

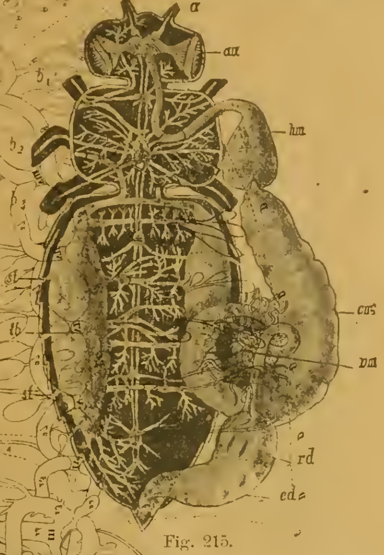


Fig. 215.

Nervensystem, Tracheen und Darm der Honigbiene, vergr. (Nach Leuckart aus Henneguy 1904.)

au Complexauge. *a* Antennenbasis. b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare (abgeschnitten). *tb* blasig erweiterter Längstracheenstamm. *st* Spiracula. *hm* Kropf. *cm* Mitteldarm. *vm* Vasa malpighii. *rd* Rectaldrüsen. *ed* Enddarm.

Erklärung zu Fig. 214 (siehe nebenstehend).

Rechte Körperhälfte von *Melolontha vulgaris* F. (Imago) von innen gesehen. Vergr. 6 : 1. (Straus-Dürckheim 1828.)

A Prothorax. *B* Thorax. *C* Abdomen. *D* dorsale Skelettstücke. D_1 ventrale Skelettstücke. *α* Niederzieher des Kopfes. *β* Drehmuskel des Kopfes. *γ* seitlicher Kopfbeuger. *δ* Kehlzurückzieher. *ε* schiefer Kehlheber. *ζ* gerader Kehlheber. *η* Dreher des Prothorax. *θ* unterer Zurückzieher des Prothorax. *κ* erster Beuger der Vordercoxa. *λ* deren zweiter Beuger. *μ* häutige Gelenkmembran zwischen Pro- und Mesothorax. *ν* Zurückzieher des Schildchens. *ξ* der kurze Extensor der Mittelcoxa. *π* Herabzieher des Diaphragmas. *ω* Flügelherabzieher. *ς* erster Beuger der Hintercoxa. *ψ* Extensor trochanteris. *χ* Coxa des 3. Beinpaares. *I* Erweiterung der vom ersten Spiraculum kommenden Trachee. *1* obere Kopftrachee. *a* ihr erster Ast. *2* untere Kopftrachee. *b* ihr erster Ast. *3* Vorderbeintrachee. *4* Hüfttrachee. *9* Tracheenstamm für den 1. u. 2. Beuger der Vordercoxa. *10* u. *11* Tracheenzweige. *12* Elytrentrachee. *13* nach hinten laufender Ast. *c* kleine blasenbildende Stämmchen. *i* Anastomose des Astes 13 mit dem zweiten Stamm des zweiten Spiraculums. *14* vierzehnter Stamm des 1. Spiraculums. *f g h* kleine Stämme für die Muskeln der Mittelcoxa. *18* mittlere Cruraltrachee. *kln* erster Stamm des 2. Spiraculums. *m* seine Blasen. *o* dritter Stamm desselben Spiraculums. *pp* seine Blasen. *III* Erweiterung des Tracheenstammes vom 3. Spiraculum. *22* zweiter Stamm von diesem Spiraculum. *23* dritter Stamm. *24* vierter Stamm (hintere Cruraltrachee). *t* großer Stamm mit Zweigen für das Abdomen. *u* Zweig zum ersten Extensor der Hintercoxa. *25* fünfter Stamm, zum 4. Spiraculum gehend. *q* querer Verbindungsstamm. *r* entsprechender Querstamm der anderen Seite. *s* die beiden Stämmchen, die *q u r* nach ihrer Verbindung entsenden. *26* Längstrachee zwischen 3. u. 4 Spiraculum. *IV*—*IX* die 6 abdominalen Stigmenstämme. *27*, *28* ihre Längsverbindungsstämme. *y* die dorsalen Zweige dieser Stämme. *v* ventraler Zweig für das 1. Abdominalsegment und die übrigen ventralen Abdominalzweige, die sich in *x* mit einander vereinigen. *29* u. *30* die beiden letzten Längsverbindungsstämme, die sich im letzten Segmente miteinander verbinden. *z* Genitaltrachee.

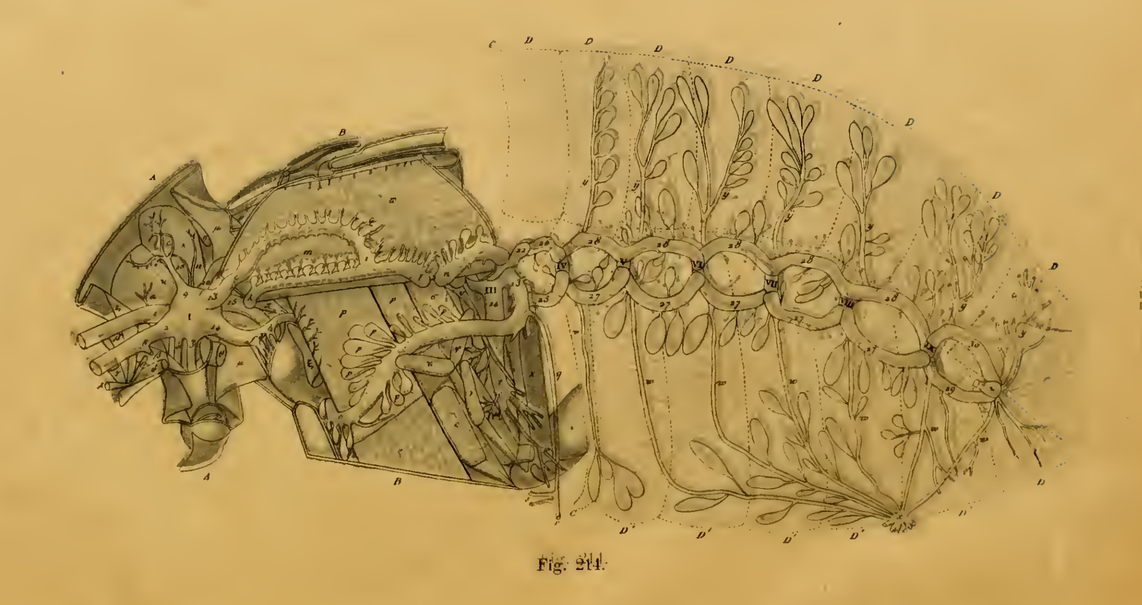


Fig. 214.

ausdauernden oder schnellen und geschickten Fluge geben Anhaltspunkte hinsichtlich der Bedeutung der Tracheenerweiterungen, die man wohl bis zu einem gewissen Grade mit den Luftsäcken der Vögel vergleichen kann. Interessant ist nach dieser Richtung hin auch die Tatsache, daß die ungeflügelten Weibchen der Lampyriden und Geometriden, deren Männchen Luftsäcke besitzen, solcher entbehren (Newport 1851).

Das hohe Atmungsbedürfnis der stundenlang in der Luft jagenden Odonaten spricht sich auch in dem Bau des Tracheensystems aus. Außer den beiden seitlichen Längsstämmen durchziehen hier den Körper noch zwei andere Paare von Längsstämmen, welche mit dem lateralen und untereinander durch Nebenstämme in Verbindung treten. Außerdem sind zahlreiche große, sackförmige Tracheenerweiterungen vorhanden (Tümpel 1901). Es ist gewiß kein Zufall, daß dieses hochentwickelte Tracheensystem sich bei den besten Fliegern unter den Insekten findet.

Bei *Bittacomorpha clavipes* F. (Tipulidae) ist der Metatarsus aller Beinpaare

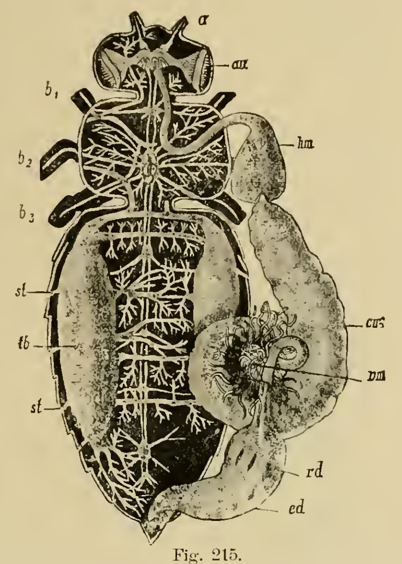


Fig. 215.

Nervensystem, Tracheen und Darm der Honigbiene, vergr. (Nach Leuckart aus Henneguy 1904.)

au Complexauge. *a* Antennenbasis. b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare (abgeschnitten). *tb* blasig erweiterter Längstracheenstamm. *st* Spiracula. *hm* Kropf. *cm* Mitteldarm. *vm* Vasa malpighii. *rd* Rectaldrüsen. *ed* Enddarm.

Erklärung zu Fig. 214 (siehe nebenstehend).

Rechte Körperhälfte von *Melolontha vulgaris* F. (Imago) von innen gesehen. Vergr. 8 : 1. (Straus-Dürckheim 1828.)

A Prothorax. *B* Thorax. *C* Abdomen. *D* dorsale Skelettstücke. D_1 ventrale Skelettstücke. *α* Niederziehmuskel des Kopfes. *β* Drehmuskel des Kopfes. *γ* seitlicher Kopfbeuger. *δ* Kehlzurückzieher. *ε* schiefer Kehlheber. *ζ* gerader Kehlheber. *η* Dreher des Prothorax. *ϑ* unterer Zurückzieher des Prothorax. *ϰ* erster Beuger der Vordercoxa. *λ* deren zweiter Beuger. *μ* häutige Gelenkmembran zwischen Pro- und Mesothorax. *ν* Zurückzieher des Schildchens. *ξ* der kurze Extensor der Mittelcoxa. *π* Herabzieher des Diaphragmas. *ω* Flügelberabzieher. *ς* erster Beuger der Hintercoxa. *φ* Extensor trochanteris. *χ* Coxa des 3. Beinpaares. *I* Erweiterung der vom ersten Spiraculum kommenden Trachee. *1* obere Kopftrachee. *a* ihr erster Ast. *2* untere Kopftrachee. *b* ihr erster Ast. *3* Vorderbeintrachee. *4* Hüfttrachee. *9* Tracheenstamm für den 1. u. 2. Beuger der Vordercoxa. *10* u. *11* Tracheenzweige. *12* Elytrentrachee. *13* nach hinten laufender Ast. *e* dessen blasenbildende Stämmchen. *i* Anastomose des Astes 13 mit dem zweiten Stamm des zweiten Spiraculums. *14* vierzehnter Stamm des 1. Spiraculums. *f g h* kleine Stämme für die Muskeln der Mittelcoxa. *15* mittlere Cruraltrachee. *kln* zweiter Stamm des 2. Spiraculums. *m* seine Blasen. *o* dritter Stamm desselben Spiraculums. *pp* seine Blasen. *III* Erweiterung des Tracheenstammes vom 3. Spiraculum. *22* zweiter Stamm von diesem Spiraculum. *23* dritter Stamm. *24* vierter Stamm (hintere Cruraltrachee). *t* großer Stamm mit Zweigen für das Abdomen. *u* Zweig zum ersten Extensor der Hintercoxa. *25* fünfter Stamm, zum 4. Spiraculum ziehend. *q* querer Verbindungsstamm. *r* entsprechender Querstamm der anderen Seite. *s* die beiden Stämmchen die *q u r* nach ihrer Verbindung entsenden. *26* Längstrachee zwischen 3. u. 4 Spiraculum. *IV—IX* die 6 abdominalen Stigmenstämme. *27*, *28* ihre Längsverbindungsstämme. *y* die dorsalen Zweige dieser Stämme. *v* ventraler Zweig für das 1. Abdominalsegment. *w* die übrigen ventralen Abdominalzweige, die sich in *x* mit einander vereinigen. *29* u. *30* die beiden letzten Längsverbindungsstämme, die sich im letzten Segmente miteinander verbinden. *z* Genitaltrachee.

in beiden Geschlechtern stark aufgetrieben. Der Tracheenstamm der Beine dehnt sich schon vom Femur an aus, erfüllt infolge seiner starken Erweiterung die ganze Tibia und schwillt im Metatarsus zu einer Blase an; auch im zweiten und dritten Tarsalglied ist die Trachee erweitert. Brues (1900) vermutet, daß diese Tracheenblasen die Fortbewegung des fliegenden Tieres erleichtern (vgl. später: Funktion der Luftsäcke).

Histiologischer Bau der Tracheen.

Die Tracheen sind luftgefüllte Röhren von kreisrundem Querschnitt und zeigen einen einfachen geweblichen Aufbau. Dem platten, aus ziemlich umfangreichen, polygonalen Zellen bestehenden Epithel, welches kontinuierlich in das Hautepiderm übergeht, liegt innen als Oberflächendifferenzierung die Intima auf, eine dünne Chitinschicht (Fig. 216), welche mit dem Spiraculum in die Cuticula der Haut umbiegt. Diese Intima wird bei jeder Häutung wie die Körpercuticula erneuert. Ihr auffallendster Charakter besteht darin, daß sie spiralig gefaltet ist. Durch die engen Umgänge der Spiralfalte wird das Tracheenrohr vor dem Zusammenfallen bewahrt (vgl. die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen); sie fehlt bei Poduriden im ganzen System, bei den pterygoten Insekten jedoch nur in den Tracheenerweiterungen und in den feinsten Endausläufern der Tracheenzweige. Die Spiralfalten gabeln sich stellenweise in zwei oder drei parallel verlaufende Falten. K. C. Schneider (1902) weist mit Recht darauf hin, daß die allgemein gebräuchlichen Bezeichnungen „Spiralfaser" oder „Spiralfaden" für die in Rede stehende Bildung nicht korrekt sei, weil eine faserartige Verdickung der Intima tatsächlich nicht existiert; er unterscheidet an der Intima die Furchen, welche eine Falte jederseits begleiten, die steil aufsteigenden Faltenwände und die flache Faltendecke (Faltenkante), deren Breite durchschnittlich der Breite einer Furche entspricht. Die Spiralfalte ist fester und von etwas anderer Struktur als die Furchen (Faltenzwischenräume).

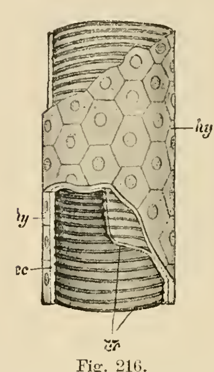


Fig. 216.
Schematische Darstellung der Tracheenstruktur (nach Lang aus Henneguy 1904).
hy Tracheenepiderm. *cc* Tracheenintima mit Spiralfalte.

Als äußerste, die Matrixzellen der Intima an ihrer Basis überkleidende Schicht ist eine Basalmembran entwickelt. Die Kerne des Tracheenepithels sind gewöhnlich platt. Bei manchen Insekten enthalten die Tracheenzellen rötliches, violettes oder bräunliches Pigment, z. B. bei Orthopteren, *Aeschna*-Larve (Kolbe 1893). Auch die Spiralfalte kann pigmentiert sein.

Das Palménsche Organ der Ephemeriden.

Palmén (1877) fand am Kreuzungspunkte der vier im Scheitel zusammenstoßenden Äste der Kopftracheen einen rundlichen, aus konzentrischen Chitinschichten bestehenden Körper, welcher nach ihm von Groß (1903-04) als das Palménsche Organ bezeichnet worden ist (Larve von *Cloëon dipterum* L.). Groß untersuchte vornehmlich *Ephe-*

mera vulgata L., bei welcher Art das fragliche Organ die aus Fig. 217 ersichtliche Lage hat. Schnitte zeigen die lamellöse Schichtung dieses Organs (Fig. 218). Die 14 (Imago) oder 13 (Subimago) Lamellen tragen nach innen gerichtete, feine Chitinhärchen; die innerste Schicht besteht aus zwei hintereinander gelegenen, annähernd kreisförmigen Lamellen. Die äußerste Lamelle setzt sich kontinuierlich in die Intima der Tracheenäste fort, verliert hier aber die Härchen. — Groß fand dieses Organ, das er eingehend beschreibt, auch bei *Baëtis rhodani* Pict., *Heptagenia sulphurea* Müll., bei *Caenis-* und *Chirotonetes*-Larven; es scheint allen Ephemeriden eigen zu sein. — Das Organ kommt dadurch zustande, daß infolge der Fusion der Tracheenstämme ein Hohlraum entsteht, aus welchem nicht mehr bei jeder Häutung das Chitin (die Intima) entfernt werden kann. Die Intima der Tracheenstämme reißt dagegen bei der Häutung ab und wird entfernt. Es häufen sich also der Anzahl der Häutungen des Tieres entsprechend jene Chitinschichten und bilden die beschriebenen konzentrischen Lamellen.

Groß bringt das Palménsche Organ in Beziehung zu einem vom

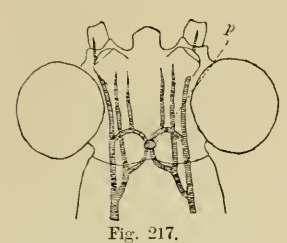


Fig. 217.
Kopf und Thorax von *Ephemera vulgata* L. Vergr. 20 : 1. (Groß 1903.)
p Palménsches Organ.



Fig. 218.
Längsschnitt durch das Palménsche Organ von *Ephemera vulgata* L. Vergr. 680 : 1. (Groß 1903.)
a und *b* Stellen mit dünner Epithelwand.

Gehirn nach hinten ventral von dem fraglichen Organ verlaufenden Nerven, ohne jedoch den Eintritt von Nervenfasern in dessen Epithelwand nachweisen zu können. Es kommt, wie Groß meint, erst während des imaginalen Lebens zur Funktion und sei möglicherweise ein Sinnesorgan (statisches Organ bei dem bekannten eigentümlichen Flug?).

Tracheeneinschnürungen.

Pantel (1901) beschreibt für die Larve von *Sturmia pupiphaga* Rand. (Muscidae) ein eigentümliches Verhalten der Tracheen. Das Lumen der größeren Tracheen ist von Strecke zu Strecke eingeschnürt und zeigt daher eine Reihe spindelförmiger Erweiterungen, welche durch verengte Partien voneinander gesondert werden. Die feinen Tracheen der genannten Art und einiger anderer Tachiniden haben die Gestalt einer Perlenschnur und bestehen aus einem Faden, der eine regelmäßige Reihe sphärischer Bläschen enthält. Nach der ersten Larvenhäutung gewinnen jedoch die Tracheen das gewöhnliche Aussehen.

Der „Tracheenkörper".

Trägårdh (1908) beschreibt für die Larve von *Ephydra riparia* Fall. (Diptera) ein merkwürdiges Gebilde, welches sich an der Fettkörpertrachee des sechsten äußeren Astes vorfindet. Kurz nachdem sich der Fettkörperast von dem äußeren Ast abgezweigt hat, „erweitert er sich zu einem birnenförmigen schwarz pigmentierten Körper", an welchem die regelmäßige Spiralfaltung fehlt und die Spiralfalte zickzackförmig zu verlaufen scheint. Jenseits der Erweiterung nimmt die Trachee ihre normale Gestalt wieder an. Über die Bedeutung dieses sog. Tracheenkörpers ist nichts bekannt.

Die Endigung der Tracheen.

Über die Endigung der Tracheen sind die Meinungen der Autoren geteilt; dabei handelt es sich wesentlich um die Fragen, ob sie blind oder offen endigen, miteinander anastomosieren und ob die Enden inter- oder intracytär liegen.

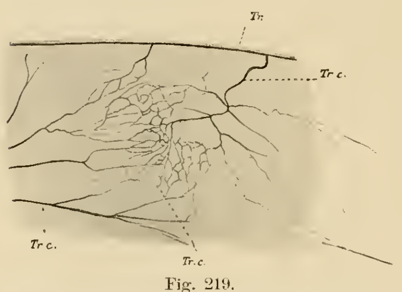


Fig. 219.
Ein Teil des Tracheenkapillarendnetzes einer Sericterienzelle von *Lymantria dispar* L. Vergr. ca. 150 : 1. (v. Wistinghausen 1890.)
Tr Trachee mit Spiralfaden. *Trc* Tracheencapillaren.

Die älteren Entomologen (Burmeister u. a.) stellten sich vor, daß die immer feiner werdenden Tracheen schließlich nach Art der Blutkapillaren mit einander anastomosieren und die Organe umspinnen, ohne dieses Verhalten empirisch nachweisen zu können. Platner (1844) trat dieser Auffassung entgegen: er fand keine Anastomosen der Endzweige, vielmehr isolierte „Endfäden" mit blindem Lumen (*Bombyx mori* L., Raupe). Leuckart (1847) bemerkte zuerst, daß in den Endfäden die Spiralfalte fehlt. Leydig (1884, 1885) läßt die Tracheenenden in die Zellen selbst eindringen (Muskeln, Sericterien), ebenso vor ihm schon Kupffer (1873, Speicheldrüsen der Muscidenlarven). An den Rektaldrüsen lösen sich nach Chun (1875) die Tracheenenden in ein geschlossenes Luftröhrennetz auf, dessen Elemente miteinander anastomosieren; v. Wistinghausen (1890) wies den Eintritt der Tracheen zwischen Tunica propria und Epithelzellen der Seidenraupenspinndrüsen nach. Die mit Spiralfalte versehenen Tracheen gehen an ihren scheinbaren Enden in zwei bis fünf oder mehr feine homogene Röhrchen, die Tracheenkapillaren, über; doch können diese Kapillaren auch im Verlaufe stärkerer Stämme ihren Ursprung nehmen. Sie geben in der Regel keine Seitenzweige ab, und ihr Verlauf ist bald nach verschiedenen Richtungen geschlängelt, bald gerade. Ihren Durchmesser gibt v. Wistinghausen auf 0,0016 mm an. Histiologisch bauen sie sich auf:

1. aus einer Matrixschicht („Peritonealhaut"), welche stark entwickelt ist und sich schwimmhautartig zwischen je zwei Ästen der Kapillaren ausbreiten kann;

2. einer chitinösen Intima ohne Spiralfalte. Das Lumen ist nicht mit Luft, sondern mit Flüssigkeit gefüllt.

Diese Kapillaren dringen nicht (gegen Leydig und Kupffer) in die Zellen der Seidendrüse ein, sondern verlaufen einwärts von der Tunica propria, wo sie in ein mannigfach anastomosierendes Netz übergehen (Fig. 219). Dieses Netz breitet sich über die ganze Sericterienzelle aus, und alle Kapillaren treten mit ihm in Verbindung, wobei ihre Matrixschicht in die des Netzes übergeht. Da durch dieses Netz alle an eine Zelle herantretenden Kapillaren mit einander in Kommunikation gesetzt werden, nennt es v. Wistinghausen ,,Tracheenkapillarendnetz". Das Endnetz scheint ebenso wie die Kapillaren mit Flüssigkeit gefüllt zu sein; seine Röhrchen sind enger als die Kapillaren (Durchmesser weniger als 1 μ) und scheinen wesentlich aus Chitin zu bestehen. Von der Matrix des Endnetzes gehen feine, frei endigende Fäserchen aus, welche zu seiner Fixierung dienen sollen. Ob intra vitam das Endnetz mit Luft oder Flüssigkeit gefüllt sei, läßt v. Wistinghausen unentschieden; jedenfalls sind aber wohl die Wände des Netzes für die Flüssigkeit permeabel, möglicherweise wenigstens teilweise erst post mortem in sein Lumen gelangt.

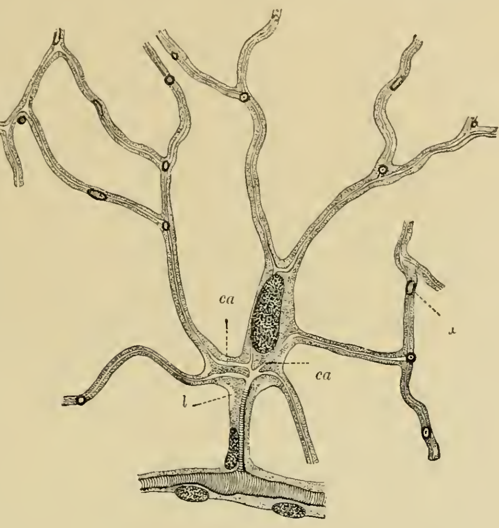


Fig. 220.
Tracheenendzelle aus der Spinndrüse von *Phalera bucephala* L. (Nach Holmgren aus K. C. Schneider 1902.)
ca Endkapillaren. *l* durch Schrumpfung (?) entstandene Lücken. *x* Körner (nach Holmgren Kerne) fraglicher Natur.

Holmgren (1896) fand dagegen, daß die Tracheen die interzellulären Räume der Spinndrüsen aufsuchen und daß am Ende dieser noch mit der Spiralfalte ausgestatteten Zweige eine relativ große, multipolare Zelle sitze, welche zahlreiche feine protoplasmatische Ausläufer entsende (Fig. 220). Diese Fortsätze der ,,Tracheenendzellen" besitzen durch verschieden lange und zahlreiche sekundäre Zweige (in Relation zu einer oder mehreren Drüsenzellen) ein großes Ausbreitungsgebiet und treten mit den Fortsätzen anderer Endzellen in Verbindung oder endigen frei (Fig. 221). Die Endzelle ist jedoch nach Holmgren's Auffassung

noch nicht wirklich die letzte Zelle des Tracheensystems, denn ihre intrazellulären Ausläufer enthalten in ihrer Wand selbst sehr kleine Kerne. Die sogenannten Endzellen würden somit besser als Übergangszellen zu bezeichnen sein. — Holmgren (1895) betont gegen v. Wistinghausen, daß die basalen Teile der Seidendrüsen von terminalen Ausläufern dicht durchsetzt seien (Fig. 222) und daß größere und kleinere Tracheen oft tief in die Zellen selbst eindringen. Auch andere, nicht interzelluläre Trachealgänge gehen unter Vermittlung einer Übergangszelle in ähnliche intracytäre Fortsätze über. Die kleinkernigen

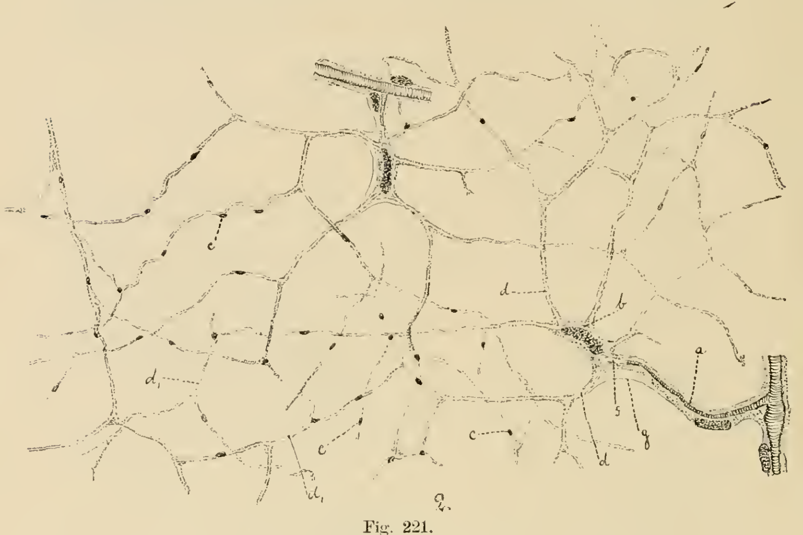


Fig. 221.
Zwei mit Methylenblau gefärbte „Übergangszellen"; stark vergr. (E. Holmgren 1896.)
a mittelgroße Trachee. *b* „Übergangszelle" mit intrazellulären Kanälchen, bei *f* in die Trachee (*a*) übergehend. *c* „Kerne" der Kapillaren. *d*, *d*₁ Kapillarkanälchen. *g* Membrana propria des Tracheenbaumes.

Zellen dieser Kapillaren sieht Holmgren als die respiratorischen Epithelzellen an. In den Übergangszellen wird das bis dahin interzelluläre Lumen zu einem intrazellulären.

Wahl (1900) kommt durch Untersuchungen an *Eristalis* zu dem Resultat, „daß die Tracheenkapillaren nicht blind endigen, sondern anastomosierend ein Endnetz bilden und dieses Endnetz gerade so wie die größeren Kapillaren im lebenden Tiere mit Luft gefüllt ist". Die von Holmgren als Kerne angesprochenen Bildungen in der Kapillarenwand seien Plasmakörnchen. Die eigentliche Atmung finde in den Kapillaren statt.

Tracheenendigung in der Muskulatur. Nach Cajal (1888) anastomosieren die Tracheenkapillaren untereinander und mit den Zweigen anderer Übergangszellen. Die so entstehenden Geflechte haben oft eine regelmäßige Ausbildung; bei *Hydrophilus* sind sie in

den Muskeln quer geordnet derart, daß je eins auf ein Muskelfach (zwischen je zwei Zwischenstreifen) entfällt, in welchem es sich auf gleichem Niveau mit den anisotropen Mittelstreifen zwischen den Myofibrillensäulchen ausbreitet. Zwischen den einzelnen Quergeflechten besteht ein Zusammenhang. Bei anderen Insekten sind die Endgeflechte in den Muskelfasern nicht so regelmäßig quer angeordnet (*Acridium*), und in den Extremitätenmuskeln liegen in jedem Segmente zwei Quergeflechte auf der Höhe der Qu-Streifen (Cajal 1888).

Veratti (1902) betrachtet die binnenzelligen Horizontalnetze Cajal's nicht als Tracheen, sondern als eine sarkoplasmatische Differenzierung. Holmgren (1908) weist sie bei zahlreichen Insekten nach und sieht in ihnen (den sogen. „Trophospongien") echte Tracheenendnetze intrazellulärer Lage (s. Muskulatur).

Tracheenendigung am Darm. Auch der Nahrungskanal ist reich mit Tracheen versorgt. Die Übergangszellen legen sich der Darmwand eng an und entsenden nach Petrunkewitsch ihre Kapillaren (bei *Periplaneta*) durch die Zwischenräume zwischen den Epithelzellen bis zur Cuticula des Kropfes, wo sie sich an der Nahrungsaufnahme beteiligen sollen (?! D.), indem Nährstoffe an das Tracheenlumen zur Ernährung der Matrixzellen abgegeben werden.

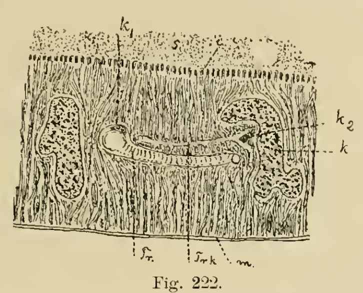


Fig. 222.
Querschnitt einer Sericterienzelle der Raupe von *Phalera bucephala* L. Vergr. (E. Holmgren 1896.)
m Membrana propria der Drüsenzelle. *i* Intima. *k* Kern der Drüsenzelle. k_1 Kern der mittelgroßen Trachee. k_2 Kern der Kapillartrachee. *s* Drüsensekret. *Tr* mittelgroße Trachee. *Trk* Tracheenkapillare.

Tracheenendigung in den Vasa malpighii. Nach K. C. Schneider (1902) sind an lebendem Material von *Hydrophilus piceus* L. die Tracheenendzellen in den V. malpighii besonders leicht zu beobachten. „Die feinen Endäste der Tracheengänge treten an die Kanäle heran und lösen sich hier plötzlich nach Verlust der Spiralfalte in sehr zarte Kapillaren auf, die sich nur in der Nähe des Ursprungs noch dichotom teilen, im übrigen auf lange Strecken hin unter Wahrung des gegebenen Durchmessers gewunden verlaufen und, wie es scheint, sämtlich blind geschlossen enden. Anastomosen mit Kapillaren derselben und anderer Zellen (Endnetze) waren nicht festzustellen." — Die Kapillaren scheinen weder zwischen noch in die Nierenzellen einzudringen.

Tracheenendigung an den „Labialnieren". An die Ausführungsgänge der „Labialnieren" von *Machilis maritima* Leach. treten zahlreiche Tracheen heran, verlaufen aber niemals intrazytär, sondern stets zwischen zwei benachbarten Zellen, also intercytär. Ihre Endigungen liegen nicht in den Epithelzellen, sondern sie bilden Schleifen, welche sich verzweigen und miteinander anastomosieren können, indem sie die Zellen umhüllen (Bruntz 1908).

Tracheenendigung im Fettkörper. Die den Fettkörper reichlich versorgenden Tracheen sollen ihre Endkapillaren zwischen, aber nicht in die Fettzellen entsenden (K. C. Schneider 1902). Nach Thulin (1908) dringen sie bei *Ergates faber* Fabr. (Coleopteren) in die

Fettzellen selbst ein (vgl. das rote Organ der Gastriden und die Leuchtorgane). —

Tracheenendigung in der Leibeshöhle. Das letzte Segment der Larve von *Ctenophora* (Limnobiidae, Diptera) trägt am hinteren und oberen Rande zwei Stigmata, von welchen zwei große Tracheenstämme ausgehen. Diese entsenden kurz vor ihrer Mündung an ihrer ganzen Oberfläche eine große Anzahl von Tracheen, welche in dem Blutraum des Segmentes verteilt sind und hier blind endigen. Die hintere Öffnung des Rückengefäßes liegt in diesem Raume und ist von ihm durch ein Tracheengitter unvollständig gesondert. Das Blut wird im letzten Segmente durch die in ungeheurer Anzahl entwickelten Tracheen oxydiert, und das Tracheengitter vor dem hinteren Ostium des Herzens sorgt dafür, daß kein sauerstofffreies venöses Blut in das Rückengefäß eintritt. Es handelt sich hier um einen interessanten Fall lokalisierter Atmung, wie er ohne Ausbildung respiratorischer Anhänge bei den Insekten nicht häufig ist. Das Herz ist nur an seinem Vorder- und Hinterende offen (Viallanes 1880).

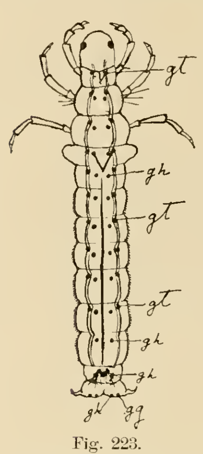


Fig. 223.
Trichopterenlarve zur Demonstration der Lage der Tracheendrüsen. (Martynow 1901.)
gh einzellige Hautdrüsen. *gt* Tracheendrüsen. *gg* Mündung Gilsonscher Drüsen.

Tracheendrüsen. Bei den Larven der Trichopteren fand Martynow (1901) segmentale, paarweise im 1.—3. Thorax- und 1.—7. Abdominalsegmente gelegene Drüsen (Fig. 223) im vorderen Teile des Segmentes unter oder etwas vor einer korrespondierenden segmentalen Hautdrüse. Sie liegen dem Hauptseitenstamme der Tracheen da an, wo sich Tracheenäste zu den Kiemen oder anderen Körperteilen abzweigen, und ihre Ausführungsgänge münden in das Tracheenlumen ein. In diesen Drüsen handelt es sich um umgeformte Zellen der Tracheenmatrix mit tief ausgeschnittenen oder auch verzweigten Kernen. Ihre Funktion ist unbekannt.

Bau und Verschlußvorrichtungen der Spiracula. Als die einfachste Stigmenform kann mit Krancher (1881) diejenige angesehen werden, welche nur eine Öffnung in der Körperhaut repräsentiert. Die runde oder elliptische Öffnung ist von einem Chitinring umgeben, der sie offen hält. In dieser Form findet man die Spiracula bei den Wanzen, deren Luftlöcher sich nach innen zu trichterförmig verengen. — Bei vielen Insekten ist die Stigmenöffnung von zahlreichen steifen Haaren oder Borsten umstellt, welche Staub, Wasser und andere Fremdkörper nicht eindringen lassen. Zu einer weiteren Komplikation kommt es durch Ausbildung einer Lippe (z. B. *Gryllotalpa*), eines aufgeworfenen, mit kurzen Haaren besetzten Randes, dessen eine Partie über die andere übergreift und so einen Deckel bildet. Ferner können sich an die Lippen isolierte oder miteinander verfilzte, verzweigte Haare ansetzen (Coleopteren, Lepidopteren). Wo die Querfortsätze dieser Haare miteinander verwachsen sind, entsteht ein schützendes Sieb (Coleopteren, Lepidopterenlarven), welches als Seihapparat der Atemluft dient (vgl. Fig. 224). — Eine andere Form des Spiraculums liegt

da vor, wo dieses aus einem kreisrund umzogenen breiten Rande und einem konzentrischen Mittelstück besteht (Larven der Lamellicornia). Bei manchen Luftlöchern wölbt sich über deren äußere Öffnung nach innen zu ein Chitinnäpfchen hinweg, an dessen einer Seite die Trachee entspringt (Hymenoptera).

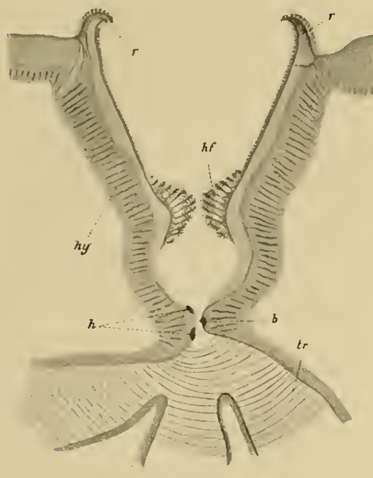


Fig. 224.
Schnitt durch ein Spiraculum der Raupe von *Cossus ligniperda* L. Vergr. (Krancher 1881.)
hf Haarfilter. *b* Schnitt durch den Verschlußbügel. *h* Schnitt durch den doppelarmigen Verschlußhebel. *hy* Epiderm. *tr* Trachee. *r* äußerer Chitinring.

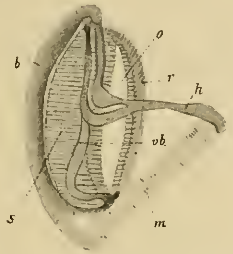


Fig. 225.
Spiraculum mit Verschluß von *Smerinthus populi* L. von innen gesehen. Vergr. 43 : 1. (Krancher 1881.)
s außen dachziegelartig über das Spiraculum gedeckte Schuppen. *b* Verschlußbügel. *o* Öffnung des Spiraculums. *r* äußerer Chitinring. *h* Verschlußhebel. *vb* Verschlußband. *m* Verschlußmuskel.

Verschlußapparat. Der eigentliche Verschlußapparat der Tracheen liegt nach innen von der Stigmenöffnung. Krancher (1881) unterscheidet an ihm: 1. den Verschlußbügel; 2. den Verschlußhebel oder Verschlußkegel; 3. das Verschlußband; 4. den Verschlußmuskel (Fig. 225, 226). Die drei ersten, das Tracheenrohr ringförmig umgebenden, chitinösen Teile sind gelenkig miteinander verbunden; der Verschlußbügel erscheint gewöhnlich halbmondförmig und umspannt die eine Hälfte des Tracheenrohres. Auf der anderen Seite liegt das Verschlußband, das durch den Verschlußkegel gegen den Verschlußbügel angedrückt wird. Der Hebel ist ein schwacher, gerader oder rechtwinklig gebogener Stab, oder es sind zwei Kegel vorhanden, deren Basen gegen den Verschlußbügel hin drücken. Der Verschluß wird durch Muskelkontraktion bewirkt, die Öffnung in der Regel durch die Elastizität der Chitinteile. Der Verschlußmuskel setzt sich einerseits an den Verschlußkegel,

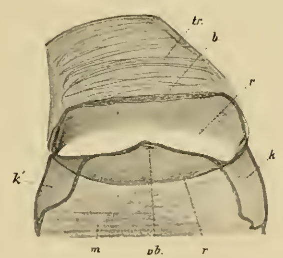


Fig. 226.
Stigma mit Verschluß (der Imago) von *Sirex gigas* L. Vergr. ca. 90. (Krancher 1881.)
tr Trachee. *b* Verschlußbügel. *r* äußerer Chitinring. *k*, *k*1 Verschlußkegel. *m* Verschlußmuskel. *vb* Verschlußband.

andererseits an den Verschlußbügel oder an die Haut an. Sind zwei Hebel vorhanden, so verbindet der Muskel diese beiden miteinander. — In anderen Fällen erscheint der sehr mannigfaltig gestaltete Verschlußapparat in Form von Klappen (*Sirex*), als Pinzette (*Pulex*), Ring (Dipteren-Larven) mit daran sitzendem Ringmuskel oder als Ring, der einfach zusammengezogen wird.

Nach Verson (1897) verlängert sich bei *Bombyx mori* L. hinter dem Filznetz, welches die Spiracula äußerlich begrenzt, das Epiderm seitlich bis fast zur Mittellinie der ovalen Spalte in zwei innere Klappen, die mit ihren Lippen einander berühren und teilweise verschmelzen. Krancher's Verschlußhebel und Verschlußband sind integrierende Bestandteile der Klappen. Der Verschlußbügel ist nur in der Weise tätig, daß er mittels seiner federnden Biegung die freien verdickten Ränder der Klappen (Verschlußband und senkrechten Teil des Hebels) in Spannung und geschlossen erhält. Der sogenannte Verschlußmuskel greift am horizontalen Hebelarm an und zieht die mit ihm zusammenhängende Klappe nach innen. Hierdurch wird aber das Spiraculum nicht geschlossen, sondern geöffnet, und es erfolgt nun die Inspirationsbewegung, die Erweiterung der Tracheen, deren Wände durch einen besonderen Muskel ausgedehnt und gespannt werden.

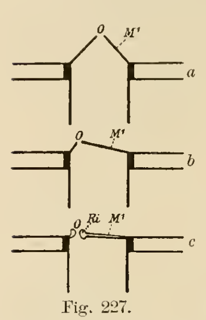


Fig. 227.
Schematische Querschnitte durch Spiracula. (Hagemann 1910.) a Typus der Abdominalspiracula nach Dogs. b und c Spiraculum 2 der Imago von *Corixa*.
O Öffnung des Spiraculums. *M* Membran des Spiraculums (Stigmenmembran. *Ri* Ringbildung am Spiraculum.

Weitere eingehende Untersuchungen über den Verschlußmechanismus wären erwünscht. Unzweifelhaft hat Verson's Auffassung die größere Wahrscheinlichkeit für sich: das Spiraculum ist gewöhnlich ohne Anstrengung (Muskelzug) geschlossen und wird nur dem Bedürfnis entsprechend aktiv geöffnet.

Nach Krancher wäre der Verschlußapparat eine lokal verdickte Stelle der Spiralfalte, die sich in verschiedener Weise umgestaltet hat. Seine Bedeutung sieht er darin, daß er die Luft, welche bei der Erweiterung des Tracheenlumens in dieses hineingelangt ist, zunächst nicht wieder austreten läßt und sie somit zwingt, bei dem Druck auf die Tracheenwände in die feinsten Endverzweigungen (Kapillaren) vorzudringen. Wenn die Verschlußapparate fehlten, würde auch das Vollpumpen des Tracheensystems vor dem Auffliegen (*Melolontha vulgaris* Fabr.) nicht möglich sein.

Einen recht komplizierten und abweichenden Bau des Verschlußapparates beschreibt Solowiow (1910) für die *Cimbex*-Larve, doch gelang es mir nicht, aus seiner Darstellung ein klares Bild von dessen Wirkungsweise zu gewinnen.

Bei *Nepa* und *Corixa* erhebt sich über dem Chitinring des Spiraculums eine von Leisten gestützte, trichterförmige Membran, welche eine kreisrunde Öffnung frei läßt (Dogs 1908, Hagemann 1910). Ein Verschlußapparat, den man allen Insekten zuzuschreiben geneigt war, soll hier vollständig fehlen (Fig. 227). Die larvalen Abdominalstigmata von *Corixa* liegen in einer tieferen Einsenkung des Integumentes (Hagemann 1910).

Wenn Solowiow (1910) aus der morphologischen Übereinstimmung des Stigmenverschlusses auf einen genetischen Zusammenhang zwischen Coleopteren und Lepidopteren schließen zu dürfen glaubt, vermag ich ihm nicht zu folgen. Um eine Verwandtschaft zwischen beiden Ordnungen zu konstatieren, muß doch wohl ein weitergehender Vergleich vorgenommen werden, der mehr berücksichtigt als den Stigmenverschluß, dessen übereinstimmender Bau vielmehr auf Konvergenz beruhen dürfte. Mit Recht sagt Krancher (1881): „Die Hoffnung, aus den Verhältnissen der Stigmen und des damit verknüpften Tracheenverschlusses systematische Folgerungen zu ziehen, muß an der großen Verschiedenheit vollkommen scheitern."

Ableitung der Tracheen. Bernard (1892) leitet die Tracheen von den Borstendrüsen der Polychaeten ab. Bei der Anpassung der Insektenvorfahren an das Landleben wurden die Parapodien der ventralen Reihe zu den Extremitäten, die dorsalen dagegen verfielen einer Rückbildung, von welcher nur die Aciculardrüsen verschont blieben; diese aber bildeten nun keine Borsten mehr aus, sondern wurden zu Stigmen. Am Kopfe, wo die Stigmata stets (? vgl. *Actaletes*) fehlen, erhielten sich auch die Parapodien der dorsalen Reihe, woraus sich nach Bernard die Zweiästigkeit der Kopfextremitäten erklärt. — Das Kopftracheensystem von *Actaletes* würde dieser Auffassung nicht günstig sein. Übrigens erscheint es aber fraglich, ob dieses ererbt oder neu erworben worden ist.

Zu einer wesentlich anderen Auffassung vom Ursprung des Tracheensystems kommt Lang (1903), der sich darüber wie folgt ausspricht: „Die Idee nimmt mich immer mehr gefangen, daß es sich hier nicht um eine bloße Analogie handelt, sondern daß das Tracheensystem das wahre Homologon des Nephridialsystems und Wassergefäßsystems ist. Trägt man dem angestammten histologischen Charakter der Arthropoden, der sich in der Cuticularisierung aller Derivate des Ektoderms und in der Unterdrückung aller Cilienbildungen ausprägt, gebührende Rechnung, so zeigt sich eine sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Tracheensystem z. B. eines Insektes und dem Wassergefäßsystem von Tricladen z. B. von *Gunda*: Verästelung, Anastomosenbildung, interzelluläres Lumen der weiteren Kanäle, intrazelluläres Lumen der Kapillaren, verästelte Terminalzellen. Auch Goodrich denkt in einer kurzen Bemerkung an die Möglichkeit einer Homologie".

Die Möglichkeit einer bloßen Konvergenz bleibt übrigens bestehen und würde sich aus der ähnlichen Aufgabe beider Organsysteme erklären. Wie die Protonephridien mangels eines Blutgefäßsystems aus allen Bezirken des Körpers die Exkrete aufnehmen müssen, so haben die Tracheen die Atemgase allen Organen zuzuführen. Daß die Mittel (Organe) zu ähnlichen Zwecken (Leistungen) eine weitgehende Übereinstimmung zeigen können, ist nicht auffallend.

Respiratorische Hilfseinrichtungen. Die Respiration unterstützende Vorkehrungen und teilweiser Verschluß der Spiracula, welche wir namentlich bei den Bewohnern des Wassers antreffen, treten uns auch bei manchen Landinsekten unter besonderen Umständen entgegen. Die jungen Tiere von *Aleurodes citri* Ril. u. How. (Rhynchota) sitzen den Zitronenblättern so fest angepreßt, daß sich deren Zellgewebe auf der Ventralseite des Tieres abdrückt. Der Luftzutritt zu den ventral gelegenen Spiracula würde unmöglich sein, wenn nicht besondere Atemfalten zur Ausbildung gekommen wären, deren eine zwischen

dem Pro- und Mesothorax liegt und die drei vorderen Stigmenpaare mit Atemluft versorgt. Das vierte Stigmenpaar liegt nahe dem hinteren Körperende an einer y-förmigen Erweiterung der analen Atemfalte. Die Verteilung der Spiracula (erstes Paar zwischen Vorder- und Mittelbeinen, zweites Paar zwischen Mittel- und Hinterbeinen, drittes Paar am ersten Abdominalsegment) steht unter den an der Luft lebenden Rhynchoten einzig da. (Woodworth 1901 nach Handlirsch 1902.)

Bei *Antarctophthirius ogmorhini* Enderlein, einer auf einem antarktischen Seeleoparden schmarotzenden Laus, breiten sich über das ganze Abdomen und über den Thorax eigenartige breite Schuppen aus, in welchen Enderlein (1905-06) Luftreservoirs für die Atmung sieht. Infolge der außerordentlich hohen Fähigkeit des Chitins, Luft an seiner Oberfläche zu verdichten, sammelt sich zwischen den Schuppen, die sich in den kräftig entwickelten Insertionshöckern leicht aufrichten und wohl senkrecht emporrichten dürften, eine dicke Luftschicht an, welche die Tiere befähigt, lange Zeit von der atmosphärischen Luft abgeschlossen zu bleiben. Es ist daher auch erklärlich, daß auf der Oberseite des Abdomens die Schuppen am dichtesten stehen, da nämlich die Spiracula sich an den lateralen Partien der Dorsalseite befinden. — Während die am Kopfe von *Phoca vitulina* L. und besonders in der Nähe der Schnauze ihres Wirtes sich aufhaltenden *Echinophthirius*-Arten niemals Schuppen besitzen und deren nicht bedürfen, weil ihr Wirt ihnen durch häufiges Atemholen genügend Gelegenheit zur Respiration gibt, leben die beschuppten *Acanthophthirius* und *Lepidophthirius* an verschiedenen Teilen des Rumpfes ihres Wirtes, welche auch während der Luftaufnahme des Wirtstieres unter Wasser bleiben, und besitzen somit in ihrem Schuppenkleid, welches sie auf Stunden instand setzt, eine Verbindung mit der Atmosphäre entbehren zu können, eine interessante Anpassung an ihren Aufenthalt (Enderlein). —

Die ausstülpbaren Bläschen an der Ventralseite des Abdomens von *Machilis*, *Campodea* (*Scolopendrella*) und den Ventraltubus von *Podura* und *Sminthurus* (vgl. äußere Morphologie) sehen manche Autoren als Blutkiemen an. Wenn diese Deutung zutrifft, so würden derartige Respirationsorgane nicht nur bei den Wasserinsekten vorkommen.

2. Respirationsorgane der Wasserinsekten.

Die Atmungsorgane der Wasserinsekten gestalten sich außerordentlich mannigfach und werden weiterhin noch speziell behandelt werden. Zunächst empfiehlt es sich jedoch, einen allgemeinen Überblick darüber zu geben, wie sich die Atmung der wasserbewohnenden Hexapoden gestalten kann. Wir unterscheiden zwei Gruppen; der ersten gehören diejenigen Insekten an, welche die Luft der Atmosphäre direkt entnehmen und entweder keine erhebliche Veränderung ihres respiratorischen Apparates erfahren, oder höchstens Hilfseinrichtungen zum Festhalten eines bestimmten Luftquantums (Coleopteren pr. p., Hydrocores pr. p.) unter Wasser oder zur bequemeren Zuleitung der Luft zu dem untergetauchten Körper in Gestalt von Atemröhren erworben haben (*Ranatra*, *Nepa*). Dabei können sämtliche Stigmata offen und funktionsfähig bleiben, weil diese Tiere z. T. als amphibische Insekten das Wasser häufig fliegend verlassen, um dann durch alle Spira-

cula zu atmen (im Wasser lebende Imagines); oder die Stigmata sind mit Ausnahme des letzten Paares geschlossen und funktionslos (z. B. *Dytiscus*-Larve). Eine Luftatmung durch die Stigmata wird ferner auch bei manchen Jugendstadien beobachtet (Nymphen der Odonaten, Mückenpuppen), bei welchen nur die vorderen (prothorakalen) Spiracula in Tätigkeit treten; doch ist die Luftaufnahme aus der Atmosphäre hier nicht mehr der einzige Respirationsmodus (s. unten!). Die Atmung geschieht in diesem Falle entweder ohne (Odonatennymphen) oder mit einer Atemröhre (*Culex*-Puppe).

Eine so vollständige Anpassung an das Wasserleben, daß die Luft nicht mehr der Atmosphäre, sondern dem Wasser selbst entnommen wird, wie sie die Wasserinsekten der zweiten Gruppe charakterisiert, finden wir nur ganz ausnahmsweise bei Imagines (*Acentropus* ♀), dagegen häufig bei den Jugendformen, und hier begegnen uns außerordentlich mannigfache Verhältnisse, welche aufs deutlichste die ungeheure Plastizität des Organismus in Erscheinung treten lassen. — Die Tracheen dieser echten Wasseratmer werden niemals mit Wasser gefüllt; sie sind gegen ihre Umgebung derart abgeschlossen, daß kein Wasser in sie einzudringen vermag. Dieser Abschluß pflegt dadurch bewirkt zu werden, daß der Stigmengang der Tracheen kollabiert. Der Gasaustausch findet dann im einfachsten Falle durch die gesamte äußere Haut statt, wobei jedoch die Atmung von vornherein schon insofern eine gewisse Lokalisation erfährt, als natürlich in den mit harter und dicker Cuticula ausgestatteten Hautpartien der Gasaustausch gar nicht oder doch nur in sehr beschränktem Maße stattfinden kann. Diese allgemeine Hautatmung finden wir nur bei zarthäutigen Insekten, entweder nur in der ersten Jugend (*Corixa*, Trichoptera u. a.) oder während der ganzen Dauer der Larvenperiode (*Corethra*, *Acentropus niveus* Ol.). — Wird die Hautatmung in höherem Maße eingeschränkt und nur noch von bestimmten, hierzu besonders geeigneten zarten Hautpartien geleistet, ohne daß es schon zur Ausbildung besonderer respiratorischer Anhänge (Kiemen) gekommen wäre, so haben wir es mit einer lokalisierten Hautatmung zu tun. Diese finden wir z. B. bei dem Weibchen von *Acentropus* im imaginalen Zustande, indem hier der Gasaustausch nur (?) an der Bauchseite stattfindet, sowie bei manchen kiemenlosen Trichopterenpuppen, deren zarthäutige Flügel vornehmlich als Respirationsorgane in Frage kommen (*Rhyacophila*).

Schließlich können sich bestimmte Hautbezirke zu mannigfach gestalteten, respiratorischen Anhängen ausstülpen, welche als Tracheenkiemen bezeichnet werden, wenn Tracheen in sie eindringen, wodurch sie sich von den tracheenlosen Blutkiemen und Röhrenkiemen unterscheiden. — Die Tracheenkiemen kommen wohl in den meisten Fällen nicht als einzige Respirationsorgane ihrer Träger in Frage, sondern diese atmen sehr häufig auch zugleich noch durch die Haut oder durch den Darm. — Tracheenkiemen finden sich beispielsweise bei den Ephemeridenlarven, Agrionidenlarven, der *Culex*-Larve, Trichopterenlarven und -Puppen, Coleopterenlarven).

Eine besondere Form respiratorischer Anhänge sind die Röhrenkiemen, wie sie z. B. bei der *Simulium*-Puppe auftreten. Da sie weder Blut, noch Tracheen enthalten, sind sie weder den Blut-, noch den Tracheenkiemen zuzurechnen.

Die Blutkiemen, welche z. B. bei der Larve von *Limnius troglodytes* Gyll. (Coleoptera) und bei *Chironomus*-Larven entwickelt sind

und, wie es scheint, vorwiegend als Analkiemen auftreten, unterscheiden sich von den Tracheenkiemen durch ihren völligen Mangel an Tracheen, von den Röhrenkiemen dadurch, daß sie nicht mit Luft, sondern mit Blut gefüllt sind. Morphologisch sind sie schlauchförmige dünnwandige Hautausstülpungen, in welchen bisweilen eine regere Blutzirkulation beobachtet wurde. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, daß nur durch sie der Gasaustausch vermittelt werde, der wohl in größerem Umfange noch der Haut zufällt. — Anale Blutkiemen finden wir beispielsweise bei der *Macronema*-Larve schon zu einer Zeit, in welcher das Tier noch keine anderen Kiemen besitzt; ferner bei *Hydropsyche*, *Philopotamus*, *Tinodes* (Trichoptera). Alle diese Blutkiemen sind retraktil. Die analen Kiemen sind übrigens nicht immer Blutkiemen, sondern können auch als Tracheenkiemen entwickelt sein (Larve von *Simulium damnosum* Theob.).

Wenn die respirierende Fläche ausschließlich in das Körperinnere verlegt wird und Hautatmungsorgane ganz fehlen (Odonatenlarven mit Ausschluß der Agrioniden), so haben wir es mit einer Darmatmung zu tun, welche in weiterer Verbreitung auch neben Hautatmungsorganen vorkommt. Nur da aber, wo sie der einzige Respirationsmodus ist, wie bei den Aeschniden- und Libellulidenlarven, konnte sie zur Ausbildung eines so komplizierten Darmatmungsorgans führen, wie wir es bei den genannten Tieren antreffen. Der gegebene Ort für die Darmatmung ist natürlich nur der Enddarm.

Damit hätten wir die verschiedenen respiratorischen Anpassungen, welche mit dem Übergang zum Wasserleben von den Insekten erworben wurden, in großen Zügen kennen gelernt. Es bedarf indessen noch der Erwähnung, daß diese Vorrichtungen uns in mannigfachen Kombinationen begegnen können. So finden wir Luftaufnahme aus der Atmosphäre mittels Atemröhren und Respiration durch Tracheenkiemen beispielsweise bei den *Culex*-Larven und -Puppen; Luftatmung (durch das prothorakale Spiraculum) und Darmatmung bei den Odonatennymphen; Tracheenkiemen, Darmatmung und Luftatmung bei den Agrionidennymphen; Tracheenkiemen, Darm- und Hautatmung bei den Ephemeridenlarven; Haut- und Darmatmung bei jungen, noch kiemenlosen Ephemeridenlarven; Tracheenkiemen und Analschläuche bei der *Macronema*-Larve (Trichoptera); Blutkiemen und Hautatmung bei manchen *Chironomus*-Larven. — Nähere Angaben über die hier nur in Kürze besprochenen Respirationsorgane der Wasserinsekten gibt die folgende spezielle Besprechung.

A. Luftatmende Imagines des Wassers.

Die im Wasser lebenden Imagines besitzen niemals besondere zur Wasseratmung geeignete Respirationsorgane, und es kommen höchstens Hilfsorgane zur Entwicklung, welche die Luftaufnahme aus der Atmosphäre begünstigen (Atemröhre von *Nepa* und *Ranatra*) oder es dem Tier gestatten, lange Zeit oder dauernd (*Limnius troglodytes* Gyll.) unter Wasser zu bleiben. Im letzteren Falle stammt dann die Atemluft allem Anscheine nach nicht aus der Atmosphäre (s. unten!). In der Regel sind die wasserbewohnenden Imagines gezwungen, in bestimmten Zeitabständen zur Aufnahme neuer und zur Abgabe verbrauchter Atemluft an die Oberfläche zu kommen (Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae, Parnidae, Hydrocores).

Rhynchota. Die Wasserwanzen (Hydrocores), welche wie die Wasserkäfer häufig bei Nacht das Wasser verlassen und fliegen, besitzen ein vollständig offenes Tracheensystem. Nur bei den Nepidae stellen alle Spiracula mit Ausnahme des ersten (metathorakalen) und letzten abdominalen Paares ihre Funktion ein, indem das 2., 3. und 7. sich vollkommen schließen und ihr Stigmengang kollabiert, während das 4., 5. und 6. Spiraculum nach Dog's Vermutung zu Sinnesorganen (Gehörorganen ?) umgebildet sind. Das erste abdominale Stigma, welches bei der Jugendform ventral liegt, ist bei der Imago auf die Rückenseite verlagert; die bei der Jugendform entwickelte Atemrinne ist vollkommen rückgebildet, ihre kurze Abdominalschaufel (s. unten) wird zu einer langen zweiteiligen Atemröhre, deren Hohlraum sich distal nach außen öffnet, proximal dagegen die beiden letzten Spiracula umfaßt. An der Innenseite trägt jede Hälfte des Atemrohres eine Rinne, die Ränder beider Rinnen legen sich aneinander und bilden so den Luftkanal, durch welchen die Wanze unter Wasser atmet, indem das distale Ende des Atemrohres aus dem Wasser in die Luft ragt.

Im Thorax der *Nepa*-Imago sind nach Dogs (1909) drei Paare von „Tracheenlungen" entwickelt, welche gleichmäßig auf die rechte und linke Körperhälfte verteilt sind. Das größte Paar liegt dorsal unter dem Scutellum jederseits vom Herzen (Fig. 228), das zweite Paar etwas lateralwärts von diesem, das dritte Paar an der Ventralseite des Mesothorax dem ersten Paare gegenüber. Das größte Paar ist ein länglich-wurstförmiges Gebilde von milchweißer Färbung; in diesen Körper treten von dem an seiner äußeren Wand entlang laufenden Tracheenstamm zahlreiche Tracheenäste ein. Seine Wand besteht aus spindelförmigen, zu Strängen aneinandergereihten Zellen, welche den Pericardialzellen nicht unähnlich sind und sich an der ganzen Oberfläche der „Lunge" ausbreiten. Die Endkapillaren der Tracheen dringen zwischen diese Zellreihen der Lungenwand ein, umstricken sie vielfach und gelangen zur Lungenoberfläche. „Hier breiten sie sich dann weithin aus und bringen auf diese Weise an der Oberfläche ein sehr ausgedehntes Tracheennetz von außerordentlicher Zartheit der Tracheenkapillaren zustande. Auch anastomosieren die feinen Tracheenkapillaren miteinander." — Die übrigen Tracheenlungen sind wesentlich ebenso gebaut, doch tritt hier an Stelle des Tracheenstammes ein Luftsack auf, der Äste in die Lunge entsendet. — Die Tracheenlungen sind schon bei der Larve angelegt, entwickeln sich metembryonal weiter und gelangen erst bei der Imago zur Vollendung und Funktion. Die Luft für die Tracheenlungen wird durch das Thoraxspiraculum aufgenommen, diese treten also wohl vornehmlich während des Aufenthaltes in der Luft (Flug) in

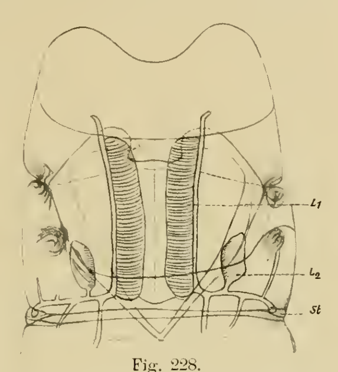


Fig. 228.
Rücken einer *Nepa cinerea* L. (Imago) von innen gesehen, mit 2 Paaren Tracheenlungen. Vergr. (Dogs 1909.)
L_1 erstes, L_2 zweites Paar der Tracheenlungen. *st* Spiraculum.

Funktion, dienen aber auch im Wasser als hydrostatische Apparate, aus welchen die in die Tiefe fliehende Wanze durch das Thoraxstigma Luft austreten läßt. Zur Atmung können diese Organe nur unter der Voraussetzung dienen, daß dem Blute der Transport der Atemgase (wenn auch nicht ausschließlich) zufällt. Es ist möglich, aber nicht sicher, daß die vorderen Stigmata bei dem Aufenthalt im Wasser gewöhnlich nur zur Ausatmung dienen. Nach Versuchen von Dogs ist eine Atmung der Imago auch unter Wasser möglich. In der dem ersten Abdominalstigmenpaare vorgelagerten Bucht unter den Flügeln befindet sich eine Luftschicht, welche sich bis unter die Hemielytren erstreckt und mit dem metathorakalen Spiraculum in Verbindung tritt. Auch der dorsale Spalt zwischen Pro- und Mesothorax ist bis zum mesothorakalen Stigma mit Luft gefüllt. Nach Dogs vollzöge sich die Atmung im Wasser derart, daß die ausgeatmete Kohlensäure aus der Luftschicht ins Wasser übertritt, während das Wasser Sauerstoff an die Luftschicht abgibt.

Der Jugendform von *Nepa* fehlt die Atemröhre noch; ihre Spiracula liegen durchweg ventral. In ihrem Bereiche ist die Bauchseite vor und parallel dem Seitenrande gefaltet, und diese Falte überdeckt einen Teil der ventralen Einsenkung des Abdomens. „Es entsteht so eine Rinne am Abdomen mit scharf hervortretendem lateralem, aber nicht deutlich abgesetztem medialem Rande," die Atemrinne. Der freie Rand der Atemrinne ist wellig gebuchtet durch spitze Einschnürungen an den Segmentgrenzen und stumpfe, weniger tiefe auf der Segmentmitte, wo am 3. und 6. Abdominalsegmente die dem Körper zugewendete Faltenwand noch einmal eingebuchtet ist, so daß eine weite, mit Haaren ausgekleidete Grube zustande kommt (Heymons' „Sinnesgrube"). Der Faltenrand trägt eine Reihe dicht gestellter, medianwärts gerichteter Haare, welchen eine etwa auf halber Höhe der Bauchwölbung stehende Reihe kürzerer, lateralwärts gerichteter Haare entgegensteht, die mit den Faltenhaaren die Atemrinne überdeckt. Der so gebildete Atemkanal mündet kaudal in der „Abdominalschaufel". Diese kommt dadurch zustande, daß die letzten Körpersegmente zu einem rinnenförmigen Gebilde auswachsen, dessen freie Ränder eine Doppelreihe längerer Haare tragen, welche die Rinne unvollkommen zur Röhre schließen. Diese spitzt sich distal konisch zu, und ihre Endöffnung ist von Haaren umstellt, welche sie unter Wasser verschließen, bei der Luftaufnahme an der Wasseroberfläche jedoch gespreizt und vom Wasser nicht benetzt werden. — Die Spiracula liegen unter der Falte verborgen in der Atemrinne (mit Ausnahme des prothorakalen). Das Tracheensystem zeigt insofern einen abweichenden Bau, als die meisten Tracheenzweige nicht von den Hauptlängsstämmen, sondern von den Stigmengängen ausgehen. — Die *Ranatra*-Larve gleicht in ihrer Atmung vollkommen der *Nepa*-Larve (Dogs 1909).

Bei *Notonecta* überzieht die mitgeführte Luftschicht den Bauch, und dementsprechend gehören auch die Spiracula der Ventralseite an. Der Bauch ist in der Mitte gekielt und an den Rändern aufgeworfen; daher liegt jederseits des Kieles eine flache Rinne, welche durch eine äußere und innere Längsreihe von Haaren überwölbt wird und den Luftraum darstellt.

Naucoris hält die Atemluft durch einen feinen Haarüberzug fest. Das Luftreservoir liegt wie bei den Dytisciden zwischen den Flügeln und dem Abdominalrücken.

Corixa nimmt die Luft nicht am Hinterende des Körpers auf, sondern zwischen Kopf und Prothorax oder Pro- und Mesothorax. Dies trifft indessen für das erste Jugendstadium nicht zu; sein Tracheensystem ist geschlossen, und die jungen Tiere kommen nicht zur Atmung an die Oberfläche, sondern bedienen sich der Hautatmung. Das Tracheensystem ist an manchen Stellen der Haut reich und fein verzweigt. Die Spiracula sind zwar vorhanden, die Stigmengänge aber kollabiert und funktionslos. Das gleiche gilt auch für das zweite metembryonale Entwicklungsstadium. Die Jugendformen des 3.—5. Stadiums kommen dagegen zur Luftaufnahme an die Oberfläche, ihre Stigmengänge sind nicht mehr kollabiert und funktionieren. Zur Atmung kommen die Corixen dieses Alters mit dem Kopf an die Oberfläche, biegen diesen nach vorn und bewegen ihn wiederholt vor und zurück. Die aufgesogene Luft wird zwischen Kopf und Thorax durch Haare festgehalten, die am Hinterrande des Kopfes stehen und in der Ruhelage bis zum Mesothorax reichen. Auch der Hinterrand des Prothorax trägt längere, sich dem Mesothorax anlegende Haare. Von diesem Luftraume aus überzieht die Luft das reich behaarte Mesonotum und die Vorderflügelanlagen; wo die letzteren noch nicht vollkommen entwickelt sind (3. und 4. Stadium), sind die entsprechenden Stellen mit Haaren ausgestattet. Die dorsale steht mit der ventralen Luftmasse in Verbindung, welche von Haaren festgehalten die ganze Bauchseite überzieht. Die Luftschicht, welche den ganzen Körper mit Ausnahme der Tergite des Metathorax und des Abdomens umgibt, faßt alle Spiracula in sich. Die Imago verhält sich bei der Luftaufnahme ähnlich, kann aber auch Atemluft zwischen Pro- und Mesothorax aufnehmen; auch ist hier der ganze Raum unter den Flügeln mit Luft gefüllt, welche mit der Luftschicht des Bauches in Verbindung tritt. Hagemann (1910), dem wir obige Daten verdanken, ist der Ansicht, daß bei *Corixa,* welche freiwillig bis $1^1/_2$ Stunden, gezwungen sogar 4—5 Stunden ununterbrochen untergetaucht bleiben kann, ein Gasaustausch unter Wasser stattfinden könne.

Belostoma besitzt eine dichte, die Seiten des Abdomens bedeckende, filzige Behaarung, welche eine Luftmenge fest und für die Spiracula bereit hält (Gerstäcker).

Coleoptera. Die Wasserkäfer nehmen entweder (Dytiscidae) in dem Raume zwischen Rückenhaut und Elytren ein beträchtliches Luftquantum mit ins Wasser, und in diesen Luftraum öffnen sich die Spiracula; an seinem Ende liegt ein für Wasser unbenetzbarer Haarfilz des letzten Segmentes, und die Füllung des Atemraumes mit Luft geschieht an der Wasseroberfläche derart, daß unter geringer Lüftung der Deckflügel das Hinterende des Abdomens mit der Atmosphäre in Verbindung tritt. Oder (Hydrophilidae) die zur Atmung erforderliche Luft wird von dem Käfer mit Hilfe der Antennen an einen Haarfilz gebracht, welcher der Ventralseite des Körpers angehört. Natürlich bedarf auch diese Luftmasse, welche die hier ventral gelegenen Spiracula in sich faßt, einer wiederholten Erneuerung.

Die Imago von *Limnius troglodytes* Gyll. (Parnidae) lebt wie ihre Larve vorwiegend unter Wasser, ohne jedoch accessorische Atmungsorgane zu besitzen. Es kommt nur ein respiratorischer Hilfsapparat zur Entwicklung, indem die Luft durch eine an den Beinen und auf der Körperunterseite verbreitete, äußerst feine Sammetbehaarung sowie von einer auf den Elytren und der Oberseite des Prothorax und des Kopfes entwickelten, eigentümlichen Skulptur festgehalten wird. So ist fast der ganze

Käfer von einer Luftschicht bedeckt, von welcher auch die Spiracula umgeben werden. Nach Wesenberg-Lund (1908) reichen die Tiere mit ihrem Luftvorrat vier Wochen; das macht die Herkunft der Luftmasse aus der Atmosphäre sehr unwahrscheinlich, und der genannte Autor vermutet, daß sie der von den Algen produzierte Sauerstoff sei, auf welchen die Käfer leben.

Die *Macroplea*-Imago ist schwerer als Wasser und vermag die Oberfläche nicht schwimmend zu erreichen, hält sich auch stets an den untergetauchten Teilen der Nährpflanzen (Zostera, Potamogeton u. a.) auf. Deibel (1910) beobachtete, daß die Tiere mit Hilfe ihrer Antennen die bei der Assimilation der Pflanze gebildeten Sauerstoffbläschen auffingen oder mit Hilfe der Tarsen an die Antennen brachten. „Zu meiner großen Überraschung verschwanden nun alle diese an die Fühler gebrachten Sauerstoffblasen. Es hatte den Anschein, als ob sie in den Fühler eingesogen würden. — Assimiliert die Pflanze wenig oder überhaupt nicht, so hilft sich der Käfer dadurch, daß er die Stengel oder Blätter anbeißt. Er verletzt die Interzellularräume der Pflanze, der das Sauerstoffgas entströmt. Dieses wird von den Antennen aufgenommen." — Deibel machte weiter durch Experimente wahrscheinlich, daß die Antennen bei der Atmung eine wichtige Rolle spielen. Das Festhalten der Gasbläschen geschieht wahrscheinlich durch den dichten Haarfilz der Antennen, in welche ein Gefäß eintritt und in welchen eine lebhafte Blutströmung herrscht. Wir hätten hier also einen sehr eigenartigen Fall lokalisierter Hautatmung vor uns, wenn sich Deibel's Angaben bestätigen. In die Tracheen wird normalerweise keine atmosphärische Luft aufgenommen.

Sharp (1878) hat experimentell bestimmt, wie lange Wasserkäfer ohne Lufterneuerung untergetaucht zu bleiben pflegen[1]). *Pelobius Hermanni* Oliv. bleibt ca. 21, *Hyphydrus ovatus* L. ca. 14, *Hydroporus pictus* F. ca. 31, *Noterus sparsus* Mrsh. 10, *Laccophilus obscurus* Panz. ca. 7, *Agabus bipustulatus* L. 13, *Acilius sulcatus* L. $2^3/_4$, *Dytiscus marginalis* L. $8^1/_3$ Minuten untergetaucht. Die Luftaufnahme währt bei dem letzteren 54 Sekunden, bei den übrigen kürzere Zeit (bis nur eine Sekunde). Sharp konnte bei allen beobachteten Arten im männlichen Geschlechte eine lebhaftere Respiration konstatieren als bei den Weibchen.

B. Wasseratmende Insekten. Luftatmende Wasserlarven und -Puppen.

Ephemeridenlarven. Bei der Larve von *Heptagenia* sind die Tracheenkiemen im 8. Stadium vollzählig entwickelt und wachsen nur noch bei den nächsten Häutungen. Sie stehen lateral in der hinteren Partie der sieben ersten Abdominalsegmente (Fig. 229) und haben annähernd die Gestalt ovaler Blätter, deren jedes mit Ausnahme des letzten Paares eine Quaste von Tracheenkiemen bedeckt, die ihrer Basis aufsitzt (Vayssière 1882).

Leptophlebia besitzt im Larvenzustande Kiemen in derselben Anzahl und Lage wie *Heptagenia*, aber von etwas anderer Form. Jede

---

[1]) An dieser Stelle sei auf eine Publikation von Wesenberg-Lund (Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. III, 1910/11, p. 467) hingewiesen, welche während der Drucklegung erschien und interessante Mitteilungen über die Respiration der unter dem Eise überwinternden luftatmenden Wasserinsekten gibt.

Tracheenkieme besteht aus einer dreieckigen gegabelten Platte; am distalen Rande jedes der beiden Gabeläste entspringen fünf bis acht blinde respiratorische Schläuche, deren jeder einen in ihm endigenden Tracheenzweig erhält (Fig. 230).

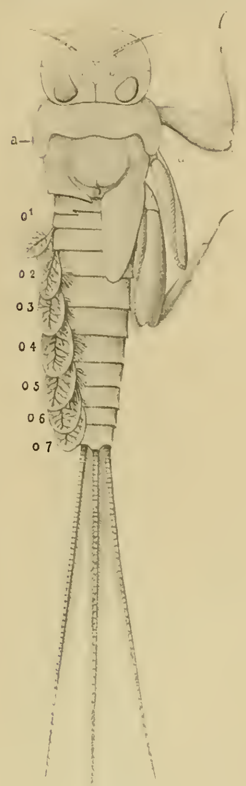


Fig. 229.
Heptagenia longicauda Ol. am Ende des 8. Larvenstadiums. Vergr. ca. 5 : 1. (Vayssière 1882.)

Flügelanlagen der linken Seite abgeschnitten. *a* hintere Lateralverlängerungen des Prothorax. o_1—o_7 Tracheenkiomen der linken Seite (die der rechten Seite sind nicht dargestellt).

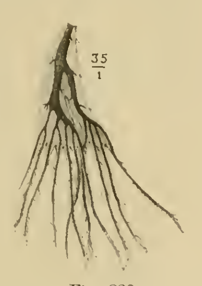


Fig. 230.
Eine Tracheenkieme des dritten Paares von *Leptophlebia fusca* Curt. (Vayssière 1882).

Die Tracheenkiemen der Gattung *Ephemera* stehen in sieben Paaren auf der Dorsalseite der Segmente. Die dorsale Insertion der Kiemen kehrt bei *Ephemerella*, *Caenis*, *Tricorythus*, *Boetisca* und *Prosopistoma* wieder. Jede *Ephemera*-Kieme besteht aus zwei mehr oder minder abgeflachten konischen Fortsätzen, welche fast in der ganzen Ausdehnung ihrer Ränder ziemlich lange Blindschläuche tragen (mit Ausnahme des atrophierten ersten Paares; Fig. 231). In der Ruhe bedeckt der größere Kiemenast den kleineren, welcher an seiner Basis nahe der Insertion des großen Astes am Körper entspringt, fast vollständig. — Die *Potamanthus*-Kiemen gleichen in ihrer Form wesentlich denen von *Ephemera*, stehen aber seitlich am Körper, wie bei den meisten Ephemeridenlarven (Vayssière).

Bei *Polymitarcys* ist das erste der sieben Kiemenpaare klein und stellt je eine einfache Platte von annähernd ovaler Form dar, welcher respiratorische Schlauchanhänge gänzlich fehlen. Alle übrigen Kiemen bestehen aus je zwei lanzettlichen Blättern, die an ihrer Basis verschmolzen sind und deren Ränder kurze Fortsätze tragen (Fig. 232).

Die *Oniscogaster*-Larve besitzt nur sechs Tracheenkiemenpaare am 2.—7. Abdominalsegmente. Die Form dieser Kiemen, die übrigens untereinander ziemlich verschieden gestaltet sind, gibt Fig. 233 wieder.

Die Larve von *Oligoneuria* besitzt außer den sieben Paaren abdominaler Tracheenkiemen zwei wohlentwickelte Quasten respiratorischer Anhänge an der Kopfbasis (Fig. 234). Die erste abdominale

Kieme steht am Hinterrande der Ventralseite des ersten Segmentes. Die Kiemenschläuche sind von einer löffelförmig ausgehöhlten Platte bedeckt. Alle übrigen abdominalen Kiemen gehören der Dorsalseite an, stehen lateral und sind kleiner als das erste Paar; ihre Deckplatte erscheint linsenförmig. — Die Kopfkiemen sind derart an der Maxille befestigt, daß ihre Basis vom Labium bedeckt wird.

Die Larven der Gattung *Jolia* tragen sogar am Kopfe, Thorax und Abdomen Kiemen (Fig. 235), deren Lage und Form die Abbildung zeigt. Bei *Ephemerella* sind dagegen nur fünf Paare abdominaler Kiemen entwickelt, welche nahe dem hinteren Rande des 3.—7. Segmentes auf der Dorsalseite entspringen. — *Tricorythus* besitzt sechs Paare (am 1. bis 6. Abdominalsegment); die Kiemen des zweiten Paares bilden einen Deckel, der die nächstfolgenden Kiemenpaare bedeckt (Fig. 236); das gleiche gilt für die *Caenis*-Larve.

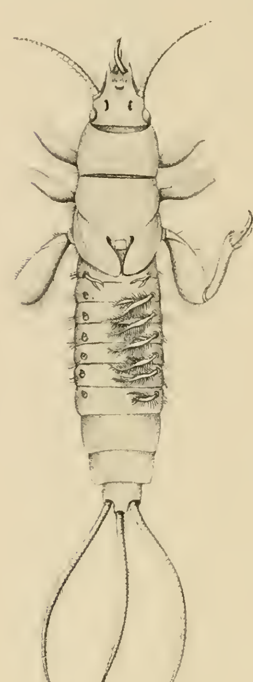


Fig. 231.
Larve von *Ephemera vulgata* L. Vergr. ca. 5 : 1. (Vayssière 1882)
Die Kiementracheen des 1. Paares auf beiden Seiten, die der übrigen Paare nur rechtsseitig dargestellt; links neben den abgeschnittenen Kiemen sieht man Borstengruppen, welche zur Entfernung von Fremdkörpern dienen.

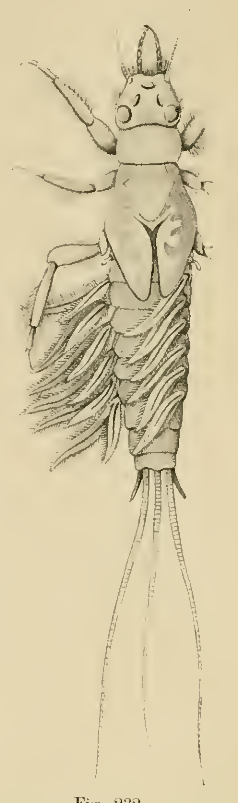


Fig. 232.
Larve von *Polymitarcys virgo* Ol. Vergr. ca. 6 : 1. (Vayssière 1882.)
Die Anlagen des ersten Flügelpaares verdecken z. T. die beiden ersten Kiemenpaare.

Die *Boetisca*-Larven tragen ihre Kiemen auf der Dorsalseite der vorderen Abdominalsegmente; sie sind seitlich von den larvalen Hinterflügeln bedeckt, welche das vierte Segment fast erreichen. Die Kiemenkammer wird unten durch das Integument des Metathorax und der sechs ersten Abdominalsegmente begrenzt, oben und seitlich durch die

Vorderflügel, welche ein Gewölbe bilden. Durch die Bewegung der Atemplatten wird der Wasserstrom in der Kiemenkammer aufrecht



Fig. 233.
Eine Tracheenkieme des zweiten Paares von *Oniscogaster Wakefieldi* MacLachl. Vergr. 25 : 1. (Vayssière 1882.)

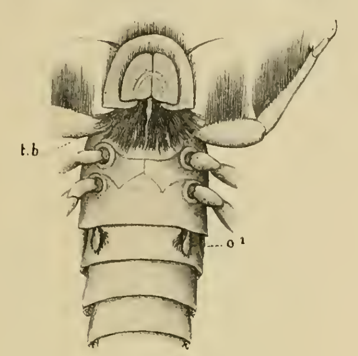


Fig. 234.
Ventralseite der Larve von *Oligoneuria garumnica* Joly. Vergr. 6 : 1. (Vayssière 1882.)

tb Kopftracheenkiemen. o_1 ventrale Tracheenkiemen des 1. Abdominalsegmentes.

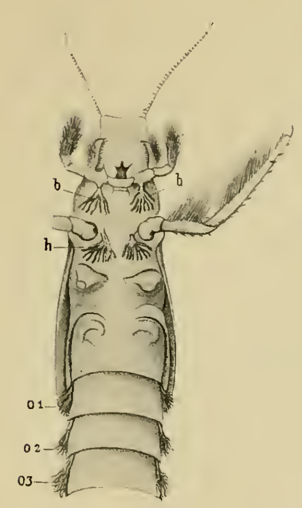


Fig. 235.
Vordere Körperpartie der Larve von *Jolia Roeselii* Joly von der Ventralseite gesehen. Vergr. 5 : 1. (Vayssière 1882.)

b Kopftracheenkiemen. *h* Prothoracalkiemen. O_1—O_3 die 3 ersten Paare der Abdominalkiemen.

erhalten. — Auch bei der merkwürdigen *Prosopistoma*-Larve liegen die sechs Kiemenpaare in einer großen Atemkammer, welche die ganze thorakoabdominale Körperpartie einnimmt. Sie ist oben und seitlich durch die Vorderflügel, unten durch das dorsale Integument des Metathorax und der sechs ersten Abdominalsegmente begrenzt und steht durch drei Öffnungen mit der Außenwelt in Verbindung: zwei ventrale Einströmungsöffnungen und eine dorsale Ausströmungsöffnung (Fig. 237). Die Wasserbewegung wird durch die Kiemen des ersten und zweiten Paares bewirkt (Vayssière).

Tracheenverteilung in den Ephemeridenkiemen. In den Kiemenlamellen teilt sich der eintretende Tracheenstamm in eine größere oder geringere Anzahl von Zweigen, je nach deren Größe und Bedeutung für die Atmung. Die Enden der Ramifikationen liegen gewöhnlich nahe den Rändern des Kiemenblattes. Wo die Kiemenlamelle nicht für sich den ganzen respiratorischen Anhang darstellt, sondern ihre Rolle vorwiegend darin besteht, die Kiemenbüschel oder kleinen Lamellen zu bedecken,

ist die Tracheenramifikation in ihr viel geringer, und der größte Teil des Tracheenstammes dringt in das Kiemenbüschel ein (*Heptagenia, Ephemerella, Oligoneuria, Jolia, Tricorythus*). In anderen Fällen bedeckt die Platte nicht die Kiemenschläuche, sondern trägt sie an einem ihrer Ränder (*Leptophlebia*, erstes Paar von *Prosopistoma*) oder fast an ihrer ganzen Peripherie (*Potamanthus, Ephemera, Polymitarcys, Tricorythus, Caenis*). In diesen beiden Fällen treten die Tracheen durch die Kiemenplatte in die Schläuche ein, fast ohne in der Kiemenplatte Zweige abzugeben. Die in die Kiemenblindschläuche eintretenden Tracheen verhalten sich verschieden; gewöhnlich zieht die Trachee in den Schlauch, behält in ihrem ganzen Verlaufe gleiches Kaliber und gibt höchstens einige wenige kurze feine Seitenzweige ab (*Leptophlebia, Polymitarcys*), um mit dem Schlauch blind zu endigen (*Leptophlebia, Potamanthus, Polymitarcys, Oligoneuria, Jolia, Tricorythus, Caenis*). In den Tracheenkiemenschläuchen der Larven von *Heptagenia* und *Prosopistoma* dringen zahlreiche feine Tracheen in jeden Kiemenschlauch ein, die sich oft noch mehrmals aufteilen; sie verlaufen bis zum blinden Ende und wenden sich dann zur Basis zurück. In diesem Falle stehen die Tracheenverzweigungen der Mehrzahl nach in direktem Kontakt mit der Haut, während da, wo nur ein Tracheenstamm in den Schlauch eintritt (*Leptophlebia, Polymitarcys, Ephemera, Oligoneuria, Jolia*), dieser mit der Haut durch kleine konkave Körper in Verbindung steht, welche von der Haut nach innen vorspringen, und an deren jedem eine ganz kleine Trachee endigt.

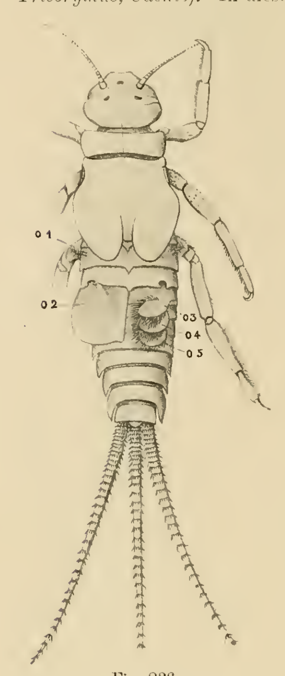


Fig. 236.
Larve von *Tricorythus* im Begriff, sich zur Subimago zu häuten. Vergr. ca. 6 : 1. (Vayssière 1882.)

01 erstes Tracheenkiemenpaar. *02* zweites, zur Deckplatte umgewandeltes Kiemenpaar. *03—05* 3.—5. Kiemenpaar. Das 6. Paar ist durch das 5. verdeckt.

Die einzelnen Schläuche der Tracheenbüschel tragen ebenso wie die lamellösen Tracheenkiemen kleine, beweglich eingelenkte Borsten, welche gewöhnlich in ihrer ganzen Länge von gleicher Stärke sind; da an jede ein Nerv herantritt, betrachtet sie Vayssière als Sinnesborsten.

Das Tracheensystem der Ephemeridenlarven besteht aus den beiden starken seitlichen Längsstämmen, den von diesen zu den Organen abtretenden verzweigten Ästen und den zu den Tracheenkiemen ziehenden Stämmen (Vayssière 1882).

Alle Ephemeridenlarven atmen in der Jugend durch die Haut ohne Vermittlung von Tracheenkiemen. Ferner existiert neben der Kiemen- eine Darmatmung und eine allgemeine Hautatmung. Zur Unterstützung der Respiration führen die Kiemen periodisch schnell schwin-

gende Bewegungen aus, in manchen Fällen (z. B. *Cloëon*) mit Ausnahme des letzten Blättchens. Hierdurch wird nicht nur den Kiemen, sondern der ganzen atmenden Hautfläche frisches Wasser zugeführt (Dewitz, Dürken). Auch den Schwanzborsten kommt vielleicht eine respiratorische Funktion zu (Zimmermann 1880). Die von Dewitz (1890) beobachtete Darmatmung der Larven sah auch Dürken (1907). Durch schluckende Bewegungen des Afters wird nach längeren oder kürzeren Pausen Wasser oft in beträchtlicher Menge in den Enddarm aufgenommen, dessen Entleerung ruckweise erfolgt. Dabei findet jedoch nicht, wie bei den Odonaten, eine Erweiterung des Abdomens statt. Da der Enddarm vom Blute umspült wird, nimmt Dewitz (1890) an, daß hier ein direkter Austausch zwischen den im Blute und im Wasser enthaltenen Gasen stattfinde. Halberwachsene Larven ertragen den Verlust ihrer Tracheenkiemen sehr gut, erwachsene Larven und Nymphen gehen jedoch an ihm regelmäßig zugrunde. Dewitz ist geneigt, auch bei älteren Larven mit festerem Chitin der Haut eine teilweise Hautatmung anzunehmen, weil er sich experimentell von der Fähigkeit des Chitins (Raupenhaut von *Smerinthus ocellata* L.), Gase durchzulassen, überzeugen konnte.

Fig. 237.
Kiemenkammer von *Prosopistoma punctifrons* Latr. Vergr. 35 : 1. (Vayssière 1882.)
Die Kiemen sind freigelegt. *f* Anlagen der Hinterflügel. *01—05*[1] Kiemen. *a* Dorsalpartie des letzten Abdominalsegmentes. *b* bewegliche Ventralteile des letzten Abdominalsegmentes.

Bei den jungen Ephemeridenlarven ist von den Tracheenkiemen noch keine Spur vorhanden, es herrscht also Haut- und Darmatmung. Erst nach der zweiten Häutung treten bei *Cloëon dipterum* L. jederseits am 2.—6. Abdominalsegmente fünf einfache Blättchen auf, zu welchen das 6. und 7. später hinzukommen. Die Tracheenkiemen wachsen im Anschluß an weitere Häutungen und vermehren sich ferner derart, daß mit Ausnahme des ersten Segmentes zu jedem Blättchen eine zweite Tracheenkieme hinzukommt. Schon Palmén fand, daß die Tracheenkiemen nicht an derselben Stelle stehen, an welchen das Spiraculum liegt, zwischen beiden also genetische Beziehungen nicht bestehen; daß ferner die beiden seitlichen Längsstämme des Tracheensystems

durch jederseits zehn farblose dünne Stränge, welche aus einem inneren soliden (?), vom Epithel überzogenen Chitinstrang bestehen und mit den Seiten der Körpersegmente in Verbindung treten (Stigmengänge); es sind obliterierte Tracheenstämme, welche sich bei der Häutung wie Tracheen verhalten. Die durch das Herausziehen ihrer Intima entstandenen Öffnungen (Spiracula) schließen sich nach der Häutung wieder, bleiben aber bei der Häutung zur Subimago offen. Die Tracheenkiemen häuten sich während der Larvenperiode ebenso wie der ganze Körper mit seinen Anhängen, bleiben jedoch bei der Häutung zur Subimago, bei welcher sie ganz abgeworfen werden, an der Exuvie zurück (Palmén, Lubbock, La Baume).

Die Flügel der Insekten sind nicht aus Tracheenkiemen hervorgegangen, wie Gegenbaur und Lubbock annahmen, also keine diesen homologe Bildungen (Dürken 1907). Da die Ephemeriden von Landbewohnern abstammen, erwarben sie schon als solche in ihren Vorfahren das offene Tracheensystem. Die Flügel waren vor den Tracheenkiemen vorhanden, die erst sekundär entstanden sind. Beide sind tergale Bildungen, welche unabhängig voneinander auftraten. Schon die Nymphen besitzen wie die Imagines offene Stigmata (Dürken).

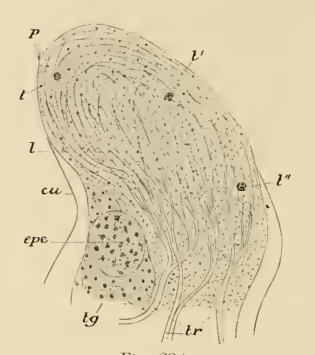


Fig. 238.
Respiratorisches Blättchen aus der mittleren Partie des Rectums einer *Aeschna*-Larve. Vergr. (Sadones 1896.)

t, *t₁*, *t₂* Tuberculi. *tg* Fettkörper. *l* zarter Teil der Lamelle. *cu* Cuticula. *tr* Tracheen. *epe* Basalwulst.

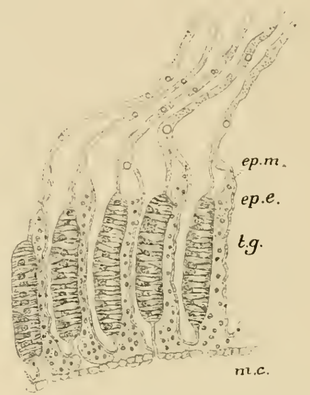


Fig. 239.
Teil eines annähernd longitudinalen Schnittes durch das Rectum der *Aeschna*-Larve. Vergr. (Sadones 1896.)

Fünf Lamellen sind quergeschnitten. *tg* Fettkörper. *epe* Basalwulst. *epm* Matrix der Intima (niedrige Epithelzellen des zarten Teiles der Lamelle) *mc* Ringmuskeln.

Odonata. Rectalkiemen. Nachdem die eigenartigen rectalen Tracheenkiemen der Odonatenlarven die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gezogen hatten, nahm in neuerer Zeit Sadones (1896) ihr Studium an *Libellula depressa* L. und einigen Aeschniden wieder auf und kam zu folgenden Resultaten: An das Rectum treten unzählige Zweige von sechs Tracheenlängsstämmen heran, dringen in seine Wand in 12 einander paarweise genäherte Längsreihen geordnet ein und verzweigen sich hier sehr stark in den sechs Doppelreihen von Kiemen-

lamellen, welche der inneren Wand des Rectums angehören, in der Mitte am größten sind und oral- und analwärts kleiner werden. Jede Kiemenlamelle hat die Form einer sehr zarten asymmetrischen Schuppe (Fig. 238). Längs ihres konkaven Randes findet sich der „Basalwulst", eine Verdickung, welche einerseits einer merklich verstärkten Partie des Epithels entspricht, andererseits von Fettkörperzellen gebildet wird. In Fig. 239 sieht man deutlich die basale Verbreiterung der distal sehr dünnen Lamellen, die ihrerseits nichts anderes sind als Einstülpungen (Falten) des Rectumepithels, und als solche von der chitinösen Intima bekleidet werden. Die den Basalwulst bildenden Epithelzellen enthalten reich verzweigte, von der Basis zur Oberfläche verlaufende Fibrillen; Zellgrenzen fehlen, und nur die Kerne bezeichnen ungefähr den Bereich einer Zelle. Die Ramifikation der größeren Tracheenstämme ist rein dichotomisch: von den Zweigen mittleren Kalibers dagegen treten zwischen den Lamellen häufig Äste derart dicht beieinander ab, daß ein Büschel feinster Tracheen entsteht. Die gröberen Tracheen verlaufen zwischen den beiden Lamellen jedes Kiemenblättchens, die feineren treten jedoch in die Epithelzellen selbst ein, welche durch keine erkennbaren Grenzen voneinander gesondert sind. In dieser syncytiellen Schicht liegen sowohl die Kerne der Tracheenmatrix, als auch des Darmfaltenepithels.

Zwischen den beiden Lamellen jedes Kiemenblättchens bleiben Lücken bestehen, welche mit der perivisceralen Leibeshöhle kommunizieren und dem Blute den Zutritt zu den Darmkiemen gestatten. Allerdings ist in ihnen eine lebhaftere Zirkulation nicht zu konstatieren, weil besondere zuleitende Gefäße und blutbewegende Apparate in ihrem Bereiche fehlen. Die Wasserzirkulation im Rectum geschieht unter abwechselnder Erweiterung (Ingestion durch den After) und Verengerung (Egestion aus dem After) des Darms unter Wirkung der Muskulatur, wobei eine deutliche Erweiterung und Zusammenpressung des ganzen Abdomens (Atembewegung) beobachtet wird.

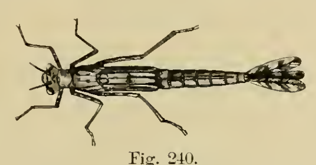


Fig. 240.
Alte Agrionidenlarve (Nymphe). Vergr. 2 : 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)

Schon Palmén (1877) fand, daß die *Aeschna*-Larven nicht nur Wasser, sondern auch Luft in ihren Enddarm aufnehmen, indem sie die Hinterleibsspitze über den Wasserspiegel erheben. Dewitz (1890) überzeugte sich davon, daß diese Luftaufnahme dann stattfindet, wenn das Wasser zur Atmung untauglich ist, indem er die Tiere in abgekochtes (luftarmes) Wasser brachte. Während die jüngeren Larven stets Luft durch den After aufnahmen, benutzten die Nymphen hierzu auch ihr offenes prothorakales Spiraculum.

Palmén gibt an, daß die Darmkiemen der Odonaten bei der Imago erhalten bleiben. Nach Hagen (1880) trifft dies jedoch keineswegs in der, wie es scheint, von Palmén angenommenen Allgemeinheit zu, da bei *Epitheca bimaculata* Charp und *princeps* Hag. stets der ganze Apparat in der Exuvie bleibt und nicht in die Imago übergeht. Auch die larvalen Rectalkiemen von *Plathemis lydia* Drury fehlen der Imago (Scott 1905).

Tracheenkiemen. Die Larven der Agrioniden besitzen Tracheenkiemen am Ende des Abdomens in Gestalt von drei Blättchen (Fig. 240), welche bei der jungen Larve noch nicht platt, sondern drehrund er-

scheinen. Dies sind indessen nicht die einzigen Respirationsorgane dieser Tiere, sondern es scheint auch hier der Darmatmung eine wichtige Rolle zuzufallen. Die Larven ertragen den Verlust der Tracheenkiemen ohne erheblichen Nachteil und ersetzen sie durch Regeneration. — Bei *Calopteryx* kommen (Gerstäcker, Hagen) außer den „Schwanzkiemen" auch Darmkiemen vor. — Auch die Nymphen der Agrioniden nehmen durch das Thorakalstigma schon atmosphärische Luft auf (Dewitz 1890).

Außer den Spiracula, den Schwanz- und Darmkiemen kommen bei *Euphaea* und *Anisopteryx comes* Mag. im Larvenstadium sieben Paare lateraler Tracheenkiemen (am 2.—3. Abdominalsegment) zur Entwicklung in Gestalt langgestreckter Anhänge (ähnlich denen der *Sialis*-Larve) etwas hinter und außen vom Spiraculum. „Die Schwanzkiemen sind birnförmig geschwollen und laufen in eine feine Spitze aus. In der Birne liegt ein starker, überaus reich mit Tracheen versehener und außen mit schwarzem Pigmente umkleideter Fettkörper. Eine ähnliche dunkle Röhre, die innen starke Tracheenstämme enthält, verläuft im Innern der seitlichen Kiemenkegel" (Hagen 1880). Die Imago von *Euphaea* besitzt Überreste seitlicher Kiemen, welche in der Bauchfalte der Segmente liegen (Hagen).

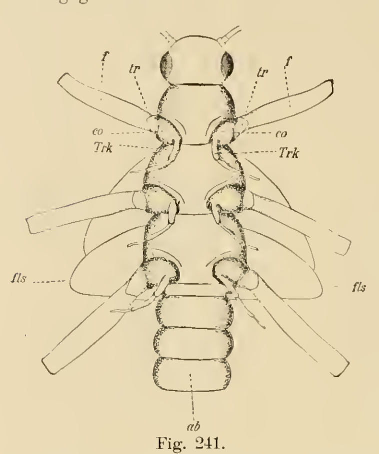


Fig. 241.
Unterseite der Larve von *Taeniopteryx nebulosa* L. mit den schlauchförmigen Tracheenkiemen an den Hüftgliedern der Beine. (Lauterborn 1903.) Vergr. ca. 8 : 1.
ab Abdomen. *co* Coxa. *f* Femur. *fls* Flügelanlagen. *tr* Trochanter. *Trk* Tracheenkiemen.

Bei den erwachsenen *Aeschna*-Larven (Nymphen) ist das Prothorakalstigma nicht geschlossen (Hagen 1881, Dewitz 1890), sondern vollständig entwickelt und offen. Die übrigen Spiracula dagegen sind wie der zu ihnen führende Tracheenstamm sehr klein, übrigens aber nicht hermetisch verschlossen, da sich ihre beiden Ränder auseinanderziehen lassen. Bei den halberwachsenen Larven ist auch das große Thoraxstigma noch unausgebildet und außer Funktion. Bei den Libellulidenlarven sind die vorderen Thoraxspiracula schon viel früher fertig entwickelt, jedoch, wie es scheint, auch erst bei der Nymphe zur Luftaufnahme fähig.

Plecoptera. Bei den Larven der Plecopteren (Perliden) kommen Tracheenkiemen an verschiedenen Körperstellen vor. Palmén (1877) unterscheidet:

1. Die Prosternalkiemen am Vorderrande des ersten ventralen Thoraxschildes, sowie auf dessen Mitte (*Nemura cinerea* Oliv., *Nemura lateralis* Pict., *N. inconspicua* Pict., *Pteronarcys regalis* Newm.).

2. Analkiemen jederseits der Afteröffnung an der Wurzel der beiden Schwanzborsten (*Perla abdominalis* Burm., *P. cephalotes* Curtis, *P. bicaudata* L., *Pteronarcys*).

3. Pleuralkiemen oder laterale Kiemenquasten an den Seiten des Thorax (*Pteronarcys*, *Nemura* und die sub 2. erwähnten *Perla*-Arten).

4. Laterale Hinterleibskiemen am Seitenrande des Abdomens (*Pteronarcys*). Diesen vier Gruppen fügt Lauterborn (1903) als

5. die Coxalkiemen hinzu, welche den Hüftgliedern der Beine angehören (*Taeniopteryx nebulosa* L.). Diese Kiemen sind schlauchförmig und je eine entspringt von der Coxa jedes der drei Beinpaare (Fig. 241). Die Länge dieser dreigliedrigen Anhänge beträgt 2 mm; ihre Glieder können fernrohrartig ineinander geschoben werden durch quergestreifte Muskeln, welche dem ersten (basalen) und zweiten Gliede angehören. Jeder der beiden lateralen Haupttracheenstämme eines Thoraxsegmentes erfährt in der Nähe der Extremitäteninsertion eine Knickung und entsendet zwei Äste in das Bein; der innere Ast fasert sich bald in ein Bündel von etwa sechs feinen Tracheen auf, welche in die Analkieme eintreten; der äußere Ast entsendet einen Zweig in das Bein, einen anderen zur Kieme, wo er sich auffasert und den peripherischen Teil des Basalgliedes umspinnt.

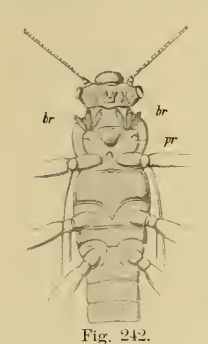


Fig. 242.
Vorderteil des Körpers von *Nemura lateralis* Pict. von der Ventralseite. Vergr. (Gerstäcker 1874.)
pr Prosternum, *br* Tracheenkiemen.



Fig. 243.
Die drei Prosternalkiemen von *Nemura lateralis* Pict. mit ihren Tracheenstämmen, stärker vergr. (Gerstäcker 1874.)
a innere, *b* mittlere, *c* äußere Kieme.

Tracheenkieme der Imagines. Nach Newport (1844) finden sich bei der nordamerikanischen *Pteronarcys regalis* Newm. an den Sternis aller Thoraxsegmente und an den beiden ersten Abdominalsegmenten 13 Paare quastenförmiger Kiemen. Außerdem sind am Thorax drei paarige sternale Spiracula vorhanden. Diese Tracheenkiemen sind unzweifelhaft Reste aus dem Larvenleben, denn sie entsprechen in ihrer Form und Lage den larvalen Kiemen. — Die südchilenische Gattung *Diamphipnoa* besitzt als Imago ebenfalls je ein Paar ventraler Kiemen an den ersten vier Abdominalsegmenten. — Die imaginalen Kiemen von *Nemura lateralis* Pict. sitzen jederseits in der Dreizahl am Prothorax (Fig. 242). Ihre Natur als echte Tracheenkiemen ist aus Fig. 243 zu erkennen. Die drei thorakalen Stigmenpaare sind normal entwickelt. Auch hier handelt es sich um larvale Organe, welche der Imago keinen erkennbaren Nutzen mehr gewähren, jedoch erhalten bleiben konnten, weil sie wenigstens nicht hinderlich und nachteilig für das luftatmende Tier sind (Gerstäcker 1874).

Bei *Dictyopteryx signata* (Aut. ?) erhalten sich im Imagozustande zwei Paare von Kiemenblindsäcken an der Ventralseite des Kopfes. Das erste Paar steht auf der Basis des Submentums, das zweite in der Gelenk-

haut zwischen Kopf und Prothorax (Hagen 1880). — Vgl. die larvalen Kiemen bei Odonatenimagines!

Neuroptera. Die Larve von *Sialis* ist mit sieben Paaren (1.—7. Abdominalsegment) gegliederter Tracheenkiemen ausgerüstet, welche schon während der Embryonalentwicklung angelegt werden. Heymons weist auf ihre Beziehungen zu den Resten abdominaler Gliedmaßen hin. Jedenfalls aber handelt es sich hier so wenig wie bei den Ephemeriden um wieder aufgetauchte Organe der Stammeltern, sondern um provisorische, von der Larve neuerworbene Organe, welche, wenn auch nicht ganz unabhängig von Beinrudimenten entstanden, dennoch in ihrer Eigenschaft als Tracheenkiemen Neuerwerbungen darstellen (Fig. 244).

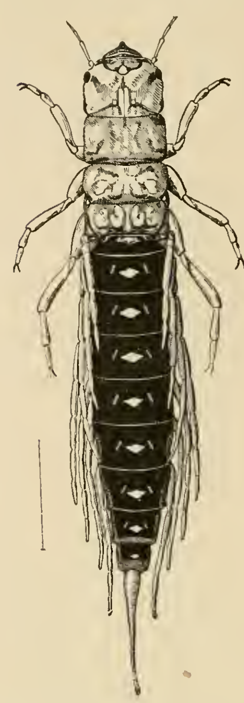


Fig. 244.
Larve von *Sialis* mit gegliederten Kiemen des Abdomens. (Nach Miall aus Henneguy 1904.)

Ähnliche Kiemen finden sich auch bei der *Corydalus*-Larve, doch treten die bauchständigen Anhänge erst nach der ersten Häutung auf (Riley 1879). — Die *Sisyra*-Larve trägt seitlich ventrale fadenförmige Tracheenkiemen.

Diptera. Die Larve von *Simulium damnosum* Theob. (aus Afrika) besitzt Rektalkiemen, welche zurückgezogen werden können. Ausgebreitet stellt sich dieser accessorische Respirationsapparat als eine voluminöse Blase dar (Ausstülpung der Rectalwand), deren zarte durchsichtige Wand an ihrem distalen Ende drei gefiederte divergierende Kiemen trägt, deren jede aus einer Achse und 12—14 fingerförmigen Blindschläuchen besteht. Daß bis in die Blindschläuche Tracheen eindringen, beweist ihre Natur als Tracheenkiemen, welche eine Anpassung der Tiere an die hohen Wassertemperaturen des äquatorialen und tropischen Afrika darstellen dürften (Roubaud 1907). — Nach Meinert besitzen die Larven von *Ceratopogon*, *Simulium* und *Tanypus* keine Spiracula.

Respirationsorgane der *Culex*-Larve. Die beiden lateralen Tracheenstämme biegen im vorletzten Körpersegmente seitlich ab, um in eine lange, in der Mitte bauchig erweiterte, weichhäutige Atemröhre einzutreten, in welcher sie nicht mehr neben-, sondern übereinander liegen. Beide münden mit gemeinsamer Öffnung, und über diese ragen zwei gelenkig mit dem Atemrohr (Sipho) verbundene Klappen hinaus. Dorsal trägt die Wand des gemeinschaftlichen Hohlraumes der Tracheenstämme noch eine mittlere und zwei kleine Klappen, die ebenfalls mit dem Ende des Atemrohres gelenkig verbunden sind (*Culex nemorosus* Meig.). Sie bewirken den Verschluß des Atemrohres, wenn die Larve

taucht. Die Verschlußvorrichtung ist mit eigenen Muskeln ausgestattet (Raschke 1887).

Außer diesem die Ventilation der Tracheen gewöhnlich zulassenden Atemapparat, mit dessen Hilfe die Mückenlarven atmosphärische Luft aufnehmen, indem sie sich an der Wasseroberfläche gleichsam aufhängen, besitzen diese Tiere noch Tracheenkiemen, welche sie in Stand setzen, längere Zeit unter Wasser auszuharren. Die Kiemen sind lange schmale lanzettliche Blätter, in welchen sich feine Tracheenverästelungen vorfinden. Diese vier zarthäutigen Anhänge stehen am Endsegment in der Umgebung des Afters (Fig. 245) und enthalten außer den Tracheen einen Blutraum; sie sind durch Muskeln beweglich (Raschke 1887). Die Tracheenkiemen besitzt auch die Puppe, deren Atemröhre jedoch, der Lage des Puppenkörpers im Wasser entsprechend, nicht mehr dem Abdomen, sondern dem Thorax angehört. Beide Arten von Respirationsorganen sind provisorische Bildungen, welche der Imago fehlen (Haller 1878).

Übrigens ist das Tracheensystem der *Culex*-Larve im Gegensatze zu der *Corethra*- u. *Chironomus*-Larve außerordentlich reich entwickelt. Außer der Luftatmung und dem Gasaustausch durch die Tracheenkiemen kommt jedenfalls in beschränktem Maße auch noch die Hautatmung in Frage.

Fig. 245.
Endstück einer Larve von *Culex nemorosus* Meig. von der Seite gesehen; die Verzweigung des Haupttracheenstammes fortgelassen. Vergr. (Raschke 1887.)
as Chitinschild des letzten Gliedes. *b* Becher des Verschlußapparates. *htr* Haupttracheenstamm. *hz* Hohlzapfen des Verschlußapparates. k_1, k_2, k_3 Siphoklappen. *kb* Kiemenblättchen. *kbl* Kotballen im Enddarm. *l* leistenartige Verdickung des Ruders. *sch* Schenkel des Ruders. *str* Ruder. *th* Tasthaare der Siphoklappen. *z* Borsten des vorletzten Segmentes, *z''* des Siphos.

Endlich scheint die *Culex*-Larve auch noch zu einer Darmatmung fähig zu sein. Ihr Enddarm ist mit papillenartigen, ein- oder mehrzelligen Einstülpungen versehen, welche von sehr zahlreichen feinen Tracheen umsponnen werden, denen die Spiralfalte fehlt (Raschke 1887).

Bei der *Corethra*-Larve ist das Tracheensystem sehr stark reduziert. Im 3. und 10. Körpersegment liegt je ein Paar von nierenförmigen Tracheenblasen, deren zipfelförmige Enden in einen feinen Tracheenstamm auslaufen (Leydig). Physiologisch haben diese Blasen die Bedeutung eines hydrostatischen Apparates, mit dessen Hilfe sich die Larve in horizontaler Lage im Wasser schwebend erhält (Fig. 246). Das Tracheensystem ist vollständig geschlossen, Spiracula fehlen. Tracheen sind nur sehr spärlich entwickelt und kommunizieren nicht miteinander

und ebenso wenig mit den Blasen. Die Atmung geschieht also ausschließlich durch die Haut, und dem Blute fällt unzweifelhaft die Rolle des Trägers der Atemgase zu. Bei der jungen Larve fehlen lufthaltige Tracheen noch vollständig, und auch die Tracheenblasen sind am ersten metembryonalen Lebenstage noch luftleer (Weismann 1866).

Das Tracheensystem der *Chironomus*-Larven ist ebenfalls stark reduziert und tritt während der Dauer der Larvenperiode überhaupt nicht in Funktion. Die Tracheen sind luftleer und vollständig geschlossen. Die allgemeine Hautatmung wird wahrscheinlich durch die beiden Blutkiemenpaare unterstützt, welche als blindschlauchförmige Anhänge des 8. Abdominalsegmentes bei gewissen Arten entwickelt sind (Fig. 247) und in welche das hämoglobinhaltige Blut direkt aus der Leibeshöhle eintritt. Zur Erneuerung des die Haut umspülenden Wassers führt das Tier schlängelnde Bewegungen des ganzen Körpers aus.

Müller (1888) fand bei Psychodiden-Larven am Ende des Abdomens zwei große, von einem Haarkranz umgebene Atemlöcher, welche in die beiden Längsstämme des Tracheensystems führen. Jeder dieser Stämme entsendet kurz vor seiner Mündung einen ziemlich starken Ast ventralwärts, dessen drei Zweige in ebensoviele am After vorstreckbare fingerförmige Blindschläuche eintreten und sich dort weiter verästeln. Es sind also drei Paare von Tracheenkiemen entwickelt, und die Tiere sind ebenso wie die *Culex*-Larven zur Luftaufnahme aus der Atmosphäre und aus dem Wasser befähigt.

Das Hinterleibsende der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. zieht sich in eine lange Atemröhre aus, deren verjüngtes distales Ende mit einem Kranz langer Wimperhaare ausgestattet ist, welcher die Tracheenöffnungen umfaßt. Taucht die Larve, so schließen sich die Haare zu einem ovalen, eine Luftblase umschließenden Körper.

Von enormer Länge ist das Atemrohr der *Eristalis*-Larve (daher der Name „Ratten-

Fig. 246.

Erklärung zu Fig. 246.

Larve von *Corethra plumicornis* Fabr. nach der 4. Häutung schräg von der Ventralseite aus gesehen. Vergr. ca. 11 : 1. (Weismann 1866.)

at Antennen. *at'* Anlage der Imaginalantennen. *au* Auge, dahinter das punktförmige Nebenauge. *m* Mund. *ph* Pharynx. *r* Reusenartige Endkugel des Schlundes. *oe* Ösophagus. *ch* Mitteldarm. *in* Dünndarm. *re* Rectum. *a* After *az* fingerförmige Analschläuche. *h* halsartige Verbindungspartie zwischen Kopf und Thorax. *os* oberes, *us* unteres Schlundganglion. *g'* erstes, *g''* letztes Bauchganglion *up* Anlage des vorderen Beinpaares *ums* Anlage des mittleren, *umt* des hinteren Beinpaares. *gs* Anlage der Hoden. *tr* Tracheenblasen.

schwanzlarve") im ausgestreckten Zustande. Sie besteht aus mehreren fernrohrartig ineinander einstülpbaren Gliedern, welche es dem Tiere gestatten, tief ins Wasser zu gehen (sie leben nicht nur in Dunggruben,

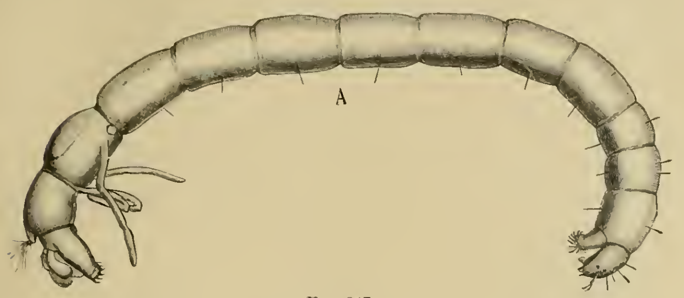


Fig. 247.
Chironomus-Larve. Vergr. 12 : 1. (Vosseler bei Lampert 1902.)

Aborten usw., sondern auch in reinem Wasser mit schlammigem Grunde), ohne von der Atmosphäre abgeschnitten zu sein. (Ähnlich *Helophilus*, *Malota* u. a.).[1])

Bei den Larven, welche in flüssigen Stoffen wie Jauche, Faeces, Urin u. dgl. leben, treten ähnliche Anforderungen an das Respirationssystem heran, wie bei den Wasserlarven, nur scheinen die Tiere der sie umgebenden Flüssigkeit keine Atemgase entnehmen zu können. Bei der Larve von *Teichomyza fusca* Macquart (Muscidae) aus menschlichen Faeces und Exkreten beginnen mit den beiden Stigmen zweier am hinteren Körperende gelegener, kurzer Atemröhren zwei Längstracheenstämme, deren Form und Verlauf Fig. 249 wiedergibt. Die Tracheenluft wird erneuert, indem das Tier die Enden der Atemröhren mit der Atmosphäre in Berührung bringt; sie sind sehr beweglich und können

Fig. 248.
Larve von *Teichomyza fusca* Macquart. Vergr. 25 : 1. (Vogler 1900.)
Infolge der Verkürzung der Larve verlaufen die Tracheenstämme (*K*), deren Verästelungen nicht ausgeführt sind, gewunden.

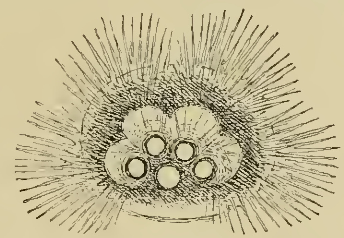


Fig. 249.
Linkes Gabelende der Larve von *Teichomyza fusca* Macquart; Blick auf die Kuppe. Man sieht die vier in einem Bogen liegenden Stigmenöffnungen, von denen Haarstrahlen ausgehen, und die fünfte innen gelegene unbehaarte Öffnung. Vergr. 200. (Vogler 1900.)

[1]) Eine eingehende Darstellung des Tracheensystems von *Eristalis* verdanken wir Wahl (1900). Auf diese sei hier verwiesen.

verkürzt oder verlängert, einander genähert und gespreizt werden. Am Ende jeder Atemröhre stehen vier flache kegelförmige Erhebungen (Fig. 249), welche distal eine kreisförmige Öffnung tragen; ein fünftes Loch liegt ohne Erhöhung auf der inneren Seite. Die langen Haare der Umgebung sind basal miteinander verwachsen, und man gewinnt so den Eindruck einer geschlitzten Membran (Laboulbène); ihre Aufgabe besteht darin, die Atemlöcher über der Flüssigkeit zu halten (Vogler 1900).

Vorn und jederseits am ersten Körpersegment geht jeder Tracheenlängsstamm durch ein kurzes dunkelgefärbtes Verbindungsstück in den vorderen Endapparat über; dieser beginnt im Inneren des Körpers mit einer kurzen Röhre, die mit dem Verbindungsstück verwachsen ist, sich nach vorn verjüngt, die Haut durchbricht und sich dann in eine annähernd dreieckige Scheibe erweitert, welche ringsum 18—19 blinde Röhrchen entsendet (Fig. 250), die in zwei handförmigen Gruppen stehen und mit Luft gefüllt sind. Es handelt sich hier um tracheenlose ähnliche „Röhrenkiemen" („Branchiae tubulatae") wie bei der *Simulium*-Puppe (siehe unten!). Vogler (1900) hält diese Anhänge für Rudimente, die für die Atmung nicht in Frage kommen. Immerhin wäre es nicht unmöglich, daß sie Kohlensäure abgeben, während die Spiracula vorwiegend zur Aufnahme von Sauerstoff dienen.

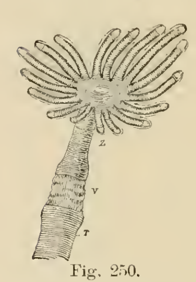


Fig. 250.
Tracheenkieme von *Teichomyza fusca* Macquart. Vergr. 100 : 1. (Vogler 1900.)
Die Rosette liegt außerhalb des Körpers, das Zuleitungsrohr (*Z*) im Körper. *V* Verbindungsstück. *T* Trachee.

Fig. 251.
Abdominalstigma der Puppe von *Bolitophila cinerea* Meig. (De Meijere 1901.)
si neu gebildetes Stigma der Imago. *trp* Trachee der Puppe. *tri* neugebildete Trachee der Imago. *wp* Warzen der Puppenhaut. *wi* gruppierte Härchen der imaginalen Chitinschicht. *f* Filzkammer. *t* Tüpfel. *an* äußere Stigmennarbe. *ns* Narbenstrang. *in* innere Stigmennarbe.

Dipterenpuppen. *Bolitophila cinerea* Meig. (Mycetophilidae) besitzt als Puppe am Prothorax und 1.—7. Abdominalsegment je ein Stigmenpaar. Die prothorakalen Spiracula springen nur wenig vor, und alle Atemlöcher zeigen die Form runder Scheibchen mit einigen in Kreisen angeordneten ovalen Stellen, durch welche der Gasaustausch vor sich geht und von welchen nicht sicher ist, ob sie offen oder durch eine zarte Membran verschlossen sind. De Meijere nennt sie „Stigmentüpfel". An das Spiraculum setzt sich nach innen die Trachee an, deren Spiralfalte erst in einiger Entfernung von jenem beginnt (Fig. 251). Besonders an den abdominalen Stigmen ist neben dem spiralfadenlosen Abschnitt eine narbenartige Stelle vorhanden, welche ein solider Strang mit dem distalen Ende des genannten Tracheenabschnittes verbindet. Dieser Bau entspricht wesentlich dem der Larven und kommt bei diesen so zustande, daß bei jeder Häutung ein neuer spiralfaltenloser Tracheenabschnitt mit seinem Spiraculum gebildet wird, während der alte kollabiert und den Narbenstrang bildet.

Bei den verwandten Cecidomyiden sind oft sehr lange Atemröhren am Prothorax entwickelt. Diese „Atemhörner" sind Anhänge

der Prothorakalhaut, in welchen die „Filzkammer" liegt, d. h. eine Partie des spiralfaltenlosen Tracheenabschnittes, welche einen dichten inneren Besatz von verfilzten, oft verzweigten Haaren trägt. Die kurzen, am Ende erweiterten Ästchen des Spiraculums nennt de Meijere „Knospen"; ihre Anzahl wechselt.

Die Atemhörner der Puppe von *Scatopse* nehmen die Gestalt geweihartig verzweigter Gebilde an, indem die Knospen zu beiden Seiten des Horns ziemlich langgestielt sind (Fig. 252).

Bei *Tipula* und *Ctenophora* fehlen Tüpfel, die Hörner sind an ihrem Ende eingesenkt. *Psychoda* hat lange Stigmenhörner, welche einseitig in ihrer ganzen Länge Knospen tragen.

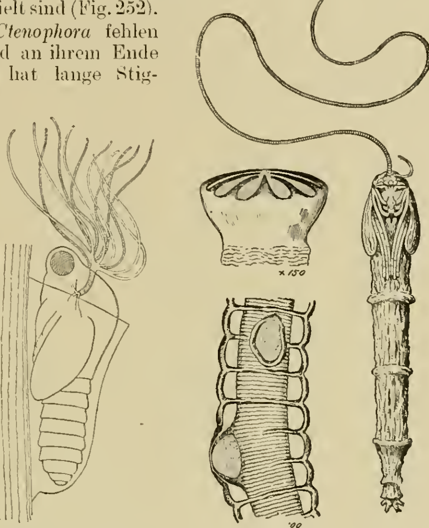


Fig. 252. Prothoracalspiraculum von *Scatopse notata* L. (Puppe). Vergr. (De Meijere 1901.) *ns* Nebenstrang.

Fig. 253. *Simulium*-Puppe. Vergr. (Vogler 1887.)

Fig. 254. Puppe von *Ptychoptera paludosa* Meig. mit wohlausgebildeter und rudimentärer Atemröhre. Links stärker vergrößert: oben das distale Ende, unten ein Stück der mittleren Partie der Atemröhre mit der Trachee. (Miall aus Henneguy 1904.)

Das kurze eigentliche Horn der Simuliiden-Puppen (Fig. 253) trägt an seinem distalen Ende einige lange röhrenförmige Fortsätze, die sich zum Teil bald wieder gabeln, so daß im ganzen jedes Spiraculum meist 6—8 oder mehr (*Simulia pecuarum*) fächerartig angeordnete Röhren besitzt. Diese als Tracheenkiemen zu bezeichnen, geht nicht an, weil sie keine Tracheen enthalten. Vogler (1887) konstatierte schon, daß weder Tracheen noch Blut in diesen auffallenden Anhängen zu finden seien und es sich somit um von Tracheen- und Blutkiemen verschiedene Bildungen handle. Wir nennen sie mit Vogler Röhrenkiemen. Histiologisch bestehen sie aus einer eigentümlich gebauten, lufthaltigen, äußeren Chitinschicht und einem inneren, ursprünglich ziemlich hohen Epithel (Taylor 1902).

Eigentümlich ist das Verhalten der Ptychopteriden-Puppen

insofern, als hier zwei sehr ungleich lange Röhrenkiemen entwickelt sind (Fig. 254). Das kürzere Horn entbehrt der Knospen, das lange, den ganzen Körper an Länge übertreffende trägt an seinem freien Ende eine Rosette von ungestielten Knospen, die sich auch sonst über die ganze Wand des respiratorischen Fortsatzes in spiraliger Anordnung verteilen (Miall, Grobben). Nach Grobben (1876) sind die Tüpfel offen, nach Miall (1895) durch eine zarte Membran verschlossen.

Bei den Culiciden und Chironomiden, deren Puppen oft gute Schwimmer sind, herrscht die größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der prothorakalen respiratorischen Anhänge. *Ceratopogon bipunctatus* L. (Fig. 255) hat zwei am Ende stark erweiterte, senkrecht vom Körper abstehende Atemhörner, in deren Innerem die Hornfilzkammer und an deren einer Seite im Bereiche der Enderweiterung das Tüpfelstigma liegt. Die Tüpfel stehen je am Ende einer ziemlich langen Knospe. Übrigens enthalten diese Fortsätze niemals lebende Zellen, weil sich das Epiderm zur Ausbildung der Imaginalhaut bis zur Basis des Anhanges zurückzieht. — *Chironomus venustus* L., *Ch. aprilinus* Meij., *Ch. viridis* Macqu. sind als Puppen mit Federbüscheln ausgestattet, welche von Meinert (1886) als Homologa der Atemhörner aufgefaßt werden. De Meijere bestreitet diese Homologie und beschreibt diese Anhänge als echte Tracheenkiemen; er sagt: „Die Entstehung dieser Respirationsorgane, welche bei der primitiven Gattung *Orthocladius* vermißt werden, hängt vielleicht mit der bedeutenderen Größe zusammen, welche von den Chironomi erreicht wird, womit eine dickere Chitinschicht und demzufolge geringere Hautatmung zusammengeht; sind doch bei den größten Arten, wie *Ch. plumosus* L. die Büschelzweige am zahlreichsten."

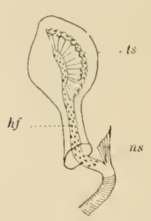


Fig. 255.
Prothorakalstigma der Puppe von *Ceratopogon bipunctatus* L. Vergr. (De Meijere 1901.)
ts Tüpfelstigma. *hf* Hornfilzkammer. *ns* Narbenstrang.

Die länglich ovalen, an der Spitze stark verjüngten Atemhörner der *Corethra*-Puppe sind nach Palmén (1897) geschlossen, nach Weismann, Miall und Meinert dagegen offen. De Meijere beschreibt sie als blasenartige Organe mit doppelter Wand, deren innere Schicht unten in eine unregelmäßig quer gestrichelte Röhre übergeht, welche der Narbenfilzkammer entspricht. Das Tüpfelstigma ist rückgebildet.

Culex und *Anopheles* nehmen eine Sonderstellung ein. Ihre Atemhörner tragen an der Spitze eine weite Öffnung, die in einen das ganze Horn durchsetzenden Kanal führt, dessen Wand mit zahlreichen mehrmals gegabelten Haaren besetzt ist. Die Enden der Gabeln verschiedener Haare hängen miteinander zusammen, und so entsteht ein Apparat, welcher sehr geeignet ist, Luftblasen festzuhalten, wenn die Tiere untertauchen. — Die distale Öffnung kommt durch Einstülpung des Hornes von seinem freien Ende her zustande; die abschließende Membran des entstandenen Kanals liegt demzufolge nicht am distalen, sondern am proximalen Ende des Horns, und die Filzkammer ist rückgebildet.

Weitere interessante Daten über zahlreiche Dipterenpuppen, die hier nicht alle Platz finden können, bringt de Meijere (1901-02), auf dessen Abhandlung besonders verwiesen sei. — Alle diese prothorakalen Respirationsorgane sind provisorische Puppenorgane, welche der Larve und Imago fehlen; doch handelt es sich nicht um Bildungen ganz heterogener

Art, da die „Atemhörner" nur eine bedürfnismäßige Umgestaltung der larvalen Prothorakalspiracula darstellen. In ihnen umgebildete Flügel oder atavistisch wieder aufgetauchte Homologa der hypothetischen prothorakalen Flugorgane zu sehen, ist eine Auffassung, welche wohl jetzt ziemlich allgemein und mit Recht abgelehnt werden dürfte.

Trichoptera. Während die Imagines der Trichopteren ein offenes Tracheensystem besitzen, ist dieses bei den im Wasser lebenden Larven und Puppen geschlossen, und es treten provisorische Atmungsorgane in Gestalt von Tracheenkiemen oder Blutkiemen auf.

Wo die Spiracula geschlossen (funktionsunfähig) sind, ist die Hautcuticula so dünn, daß eine Hautatmung möglich wird (allgemeine Hautatmung): diese existiert wohl bei allen Larven in der ersten Jugend, vielfach aber auch während des ganzen Larvenlebens und auch noch bei der Puppe (Sericostomatiden, Brachycentrinae, *Micrasema* pr. p., *Beraea*, Philopotaminae, Ecnominae, Glossosomatidae, *Rhyacophila tristis* Pict., alle Hydroptilidae, einige Polycentropinae, deren Puppen Kiemen haben).

Mit dem Übergang der Larven zum Wasserleben ging der (sekundäre) Verschluß der Spiracula durch Kollabieren der Wände ihres Tracheenganges Hand in Hand. Das Spiraculum selbst verliert jedoch seine Öffnung nicht, durch welche bei jeder Häutung die Tracheenintima entfernt wird. Mit dem Verschluß des Tracheensystems werden die Tracheen nicht funktionslos, wie Palmén annahm, sondern „sie schaffen sich ein Äquivalent für den verlorengegangenen Stigmengang in der Weise, daß sie ein reiches Netz von Tracheenverästelungen an den Körperwänden ausbreiten. So entsteht die ‚allgemeine Hautatmung' des geschlossenen Tracheensystems". Die Bezeichnung „allgemein" trifft natürlich nicht im strengsten Wortsinne zu, denn die stärker chitinisierten Partien der Haut scheiden von vornherein als respirierende Flächen aus. Die Hauttracheen pflegen sich nach den lateralen und ventralen Körperwänden hin zu lokalisieren (Lübben 1907).

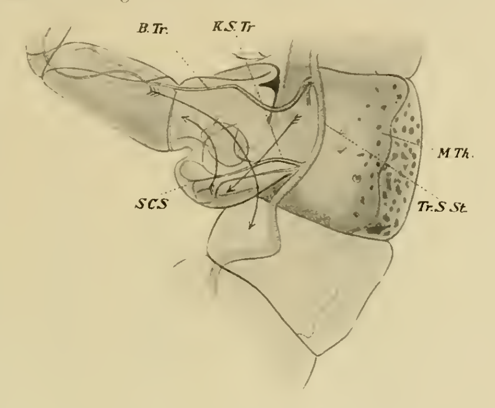


Fig. 256.
Plectrocnemia conspersa Curt, Larve: Metathorax mit Bein, dieses mit Subcoxalsäckchen. Vergr. 20 : 1. (Lübben 1907.)

Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Blutstromes. — *B Tr* Beintrachee. *KS Tr* Kiemensacktrachee. *MTh* Metathorax. *TrSSt* Tracheenseitenstamm. *SCS* Subcoxalsäckchen.

Eine Übergangsstufe zur lokalisierten Hautatmung sieht Lübben in den Hautsäckchen von *Ithytrichia lamellaris* Eat. und den Subcoxalsäckchen verschiedener Polycentropinen; letztere sind dünnwandige

sackartige Ausstülpungen jeder Subcoxa (Fig. 256) der beiden hinteren Beinpaare, welche stark verzweigte Tracheen enthalten. Sie kommen wohl in erster Linie für die Sauerstoffversorgung der Beine in Frage, deren feste Chitincuticula eine Hautatmung unmöglich macht oder doch sehr einschränkt; dabei fällt dem Blute eine wichtige Rolle als Vehikel der Atemgase zu (s. die Pfeile in Fig. 256).

Zu einer lokalisierten Hautatmung, d. h. zur Ausbildung respiratorischer Hautanhänge kommt es bei den erwachsenen Larven (und Puppen) von Phryganeiden, Limnophiliden, den meisten Sericostomatiden und Leptoceriden, einigen Hydropsychinae sowie bei Larven, deren Puppen allgemeine Hautatmung und Puppen, deren Larven allgemeine Hautatmung haben. Alle diese Anhänge sind Tracheenkiemen. — Endlich kann die lokalisierte Atmung bei vielen gehäuselosen Larven auf der Ausbildung von Blutkiemen beruhen, welche tracheenlose Enddarmausstülpungen (Rectalkiemen) mit großzelligem, drüsenartigem Epithel darstellen, deren Lumen vom Blut durchflossen wird (Lübben 1907).

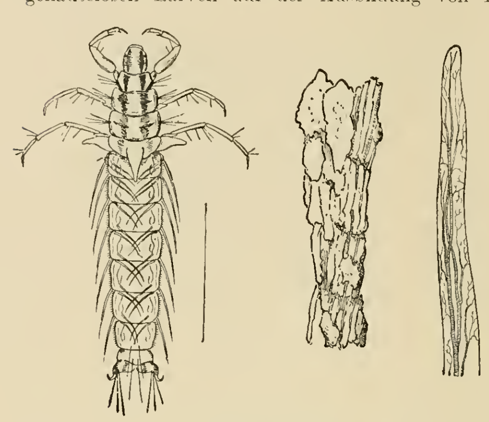


Fig. 257 u. 258.
Phryganea varia Fabr., links Larve, in der Mitte ihr Gehäuse, rechts isolierte stärker vergr. Tracheenkieme. (Nach Miall aus Henneguy 1904.)

Die Tracheenkiemen der Larven stehen gewöhnlich am Abdomen (Fig. 257), können aber auch an den beiden letzten Thorakalsterniten (*Hydropsyche*, *Rhyacophila*) entwickelt sein. Sie erscheinen in der Regel fadenförmig, nur bei *Ithytrichia* breit lappenartig. Die Kiemenfäden stehen entweder einzeln oder bilden, an ihrer Basis miteinander verwachsen, Büschel. Zumeist sind sie in sechs Reihen angeordnet, nämlich jederseits in einer Rücken-, Seiten- und Bauchreihe; dem ersten und letzten Abdominalsegment fehlen sie. Bei *Rhyacophila* aber stehen die verzweigten zweiästigen Kiemen nur an der Seite, bei *Hydropsyche*, bei der sie strauchartig verästelt sind, nur an der Bauchfläche (Ulmer 1909).

Die Tracheenkiemen können auch als Analkiemen auftreten. Aus dem After der Larve von *Glossosoma Boltoni* (Curt.), einer Rhyacophilide, ragen 6 kurze fingerförmige zurückziehbare Fortsätze hervor, in deren jeden 1—2 reich verästelte Tracheenstämme eintreten, wodurch sie sich als echte Tracheenkiemen erweisen. Jeder Schlauch setzt sich aus großen Zellen mit feinkörnigem Plasma zusammen, in deren Kernen das Chromatin eine einseitige Ansammlung zeigt (Thienemann 1904).

Bei den Hydropsychiden finden sich 4 (*Hydropsyche, Philopotamus*) oder 5 (*Tinodes*) Blutkiemen in Gestalt tracheenloser Analschläuche. Eine Blutbewegung konnte wegen der Undurchsichtigkeit ihrer Wandungen in ihnen nicht konstatiert werden (Thienemann 1904). Bei *Plectrocnemia* fand Lübben (1907) fünf einfache Analschläuche, und diese Form der Blutkiemen soll auch bei anderen Trichopterenlarven (Beraeinae, *Ithytrichia lamellaris* Eat.) vorkommen. — Als modifizierte Blutkiemen bezeichnet Lübben solche Anhänge, in welche erst sekundär Tracheenverzweigungen eintreten; sie liegen im Enddarm und sind retraktil (Hydropsychiden und Rhyacophiliden).

Interessant ist die Tatsache, daß die nicht mit Analschläuchen ausgestatteten Larven einen umfangreichen, mit großen drüsigen Falten ausgekleideten Enddarm besitzen, welche weniger ausgeprägt sind, wenn Rectalkiemen auftreten. Möglicherweise ist hier eine Darmatmung entwickelt, wie bei anderen Wasserlarven.

Müller (1888) berichtet von einer *Macronema*-Larve, welche für die Erneuerung des umgebenden Wassers nicht durch Bewegungen des Abdomens, sondern der Kiemen selbst sorgt. Die an den ersten 7 Abdominalsegmenten befestigten Kiemen sind in selten unterbrochener, rascher Bewegung, welche das Wasser im Gehäuse von vorn nach hinten treibt. Außer den Kiemen sind vier schlanke fingerförmige Analschläuche (Blutkiemen) entwickelt, die in der Regel zurückgezogen liegen; sie sind aber stets ausgestülpt, wenn die Bewegung der Kiemen ruht. Müller beobachtete an einer Larve mit verschmutzten und funktionsunfähigen Kiemen, daß die Afterschläuche permanent ausgestreckt und in Bewegung blieben; sie können also wohl stellvertretend für die Kiemen die Atmung zeitweise allein übernehmen. Auch bei der jungen noch kiemenlosen Larve scheinen die Analkiemen niemals eingezogen zu werden.

Atmung der Puppen. „Bei den Puppen finden sich die Tracheenkiemen entweder als eine direkte Übernahme aus dem Larvenleben, oder als eine Neuerwerbung, wie z. B. bei den Polycentropinae, deren Larven kiemenlos sind" (Lübben).

Die Puppen der Trichopteren führen zur Unterstützung der Atmung Bewegungen des Abdomens in dorsoventraler Richtung aus, welche den Wasserwechsel im Gehäuse bewirken. Terrestre Formen (*Enoicyla pusilla* Burm.) liegen dagegen völlig regungslos in ihrem Gehäuse. Die Aufnahme des Sauerstoffs vermittelt entweder die Körperhaut, oder es sind Tracheenkiemen entwickelt (Phryganeidae, Limnophilidae, Sericostomatidae, Leptoceridae). Diese sind kleine dünne Schläuche, welche einzeln oder in Büscheln an den Abdominalsegmenten stehen. Ihre Anzahl wechselt selbst bei Individuen derselben Art, und bei manchen Spezies tritt eine Rudimentation bis zum vollständigen Verschwinden ein (*Beraea maurus* Curt.), welche hier mit dem Aufenthalt in sehr sauerstoffreichem Wasser (überrieselte Felsen) zusammenhängt, bei anderen Formen indessen noch unerklärt ist. Besonders interessant ist die Tatsache, daß die Puppen der Polycentropinae fadenförmige, zu zweien vereinigte Kiemen besitzen, während ihre Larven kiemenlos sind (Thienemann 1905).

Lübben (1907) glaubt, daß bei denjenigen Puppen, welchen die Tracheenkiemen fehlen (*Rhyacophila*), der Atmungsprozeß vornehmlich auf Rechnung der äußerst zarthäutigen Puppenflügel zu setzen sei.

Wie bei dem letzten präimaginalen Stadium (Nymphe) der Odonaten ist auch bei gewissen Trichopterenpuppen ein in anderen Fällen nur „rudimentäres" prothorakales Spiraculum vorhanden, welches bei *Rhyacophila septentrionis* McLach. u. a. noch ganz den Charakter eines gebrauchsfähigen Organes hat, ohne doch eine respiratorische Bedeutung zu besitzen.

Lepidoptera. Die Larve von *Acentropus niveus* Ol. lebt im Wasser. Tracheenkiemen fehlen ihr, doch ist das Tracheensystem geschlossen and anfangs mit Flüssigkeit gefüllt. Die Spiracula sind in 9 offenen Paaren vorhanden (Rebel 1899). „Die Tracheen legen sich mit ihren feinsten Verzweigungen nach und nach der Haut in immer größerer Zahl an und werden dadurch befähigt, den Sauerstoff endosmotisch aufzunehmen und Kohlensäure abzuscheiden." (Vgl. allgem. Hautatmung der Trichopterenlarven!) Bevor sich die Tracheen an die Haut anlegen, kommt als Träger der Atemgase nur das Blut in Frage, das den Gasaustausch an der ganzen Körperoberfläche vermitteln kann. Wahrscheinlich spielt das Blut diese Rolle auch noch weiter, wenn die Funktion der Hautäste des Tracheensystems schon begonnen hat.

Die Puppe von *Acentropus* atmet durch ein offenes Tracheensystem ebenso wie die männlichen Imagines; das Weibchen dagegen lebt unter Wasser, geht in sauerstoffreiem Wasser schnell zugrunde, bleibt aber in sauerstoffreichem auch unter Abschluß von der Oberfläche am Leben, benötigt also der Atmung durch offene Tracheen aus der Atmosphäre nicht. Nigmann (1908) hält eine Hautatmung für den einzig möglichen Respirationsmodus, welche nur an der Bauchseite des Tieres stattfinden könne. Dann würde auch hier, wie bei der Larve, dem Blute die Rolle des Gasträgers zufallen, und damit müssen sich die Anforderungen an die Zirkulation steigern. Nigmann fand nun „an der Ventralkommissur im Abdomen dicht bei der Mittellinie zwei kurze Tracheenstämme nach vorn sich abzweigen", welche rhythmisch und parallel nach rechts und links schwingen. Die Schwingungen sind zwar nicht regelmäßig, währen aber oft minutenlang in schneller Folge (39 Ausschläge nach jeder Seite in einer Minute). Man darf wohl annehmen, daß diese Schwingungen das Blut zu bewegen und in bessere Berührung mit der respirierenden Hautfläche zu bringen bestimmt seien (Nigmann).

Die Raupe von *Nymphula nympheata* L. atmet in der Jugend durch die Haut, in späterem Alter durch die Spiracula, welche das Atemgas der den Körper umgebenden Luftschicht entnehmen, die allem Anscheine nach von Wasserpflanzen geliefert wird. Ähnlich verhält sich die Raupe von *Cataclysta lemnata* L. Die Larve von *Nymphula* (*Paraponyx*) *stratiotata* L. atmet dagegen durch zahlreiche fadenförmige Tracheenkiemen, welche nur am Kopfe und Prothorax fehlen, am übrigen Körper aber jederseits in drei Längsreihen angeordnet stehen: eine „suprastigmale" Reihe befindet sich jederseits der dorsalen Medianlinie; eine „infrastigmale" ventralwärts und in geringer Entfernung von der Stigmenreihe; eine pedale endlich verläuft dicht über der Basis der Beine. Jede Kieme besteht aus einer Anzahl fadenförmiger Anhänge, welche von einem gemeinsamen Stamme entspringen. In der supra- und infrastigmalen Reihe des 2.—11. Segments stehen an jedem Segmente zwei Kiemen derart hintereinander, daß die vordere dem vorderen, die hintere dem hinteren Rande des Segmentes genähert ist. In der

pedalen Reihe trägt jedes Segment nur eine annähernd mittelständige Tracheenkieme (Fig. 259). Das Tracheensystem ist bei dem Mangel offener Spiracula vollständig geschlossen (Rebel 1899).

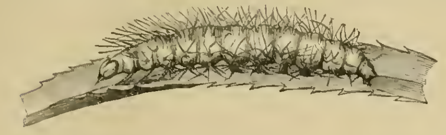


Fig. 259.
Raupe von *Nymphula stratiotata* L. (Vosseler bei Lampert 1910.)

Auch die Raupe von *Pyropalis* Gn. atmet nach Müller durch Tracheenkiemen, welche jedoch biserial angeordnet sind. Die oberen Kiemen stehen an der Seitenkante des Körpers, die unteren am Rande der Sternalplatten.

Die Raupe von *Palustra* (Arctiidae) lebt zwar unter Wasser, atmet aber Luft,

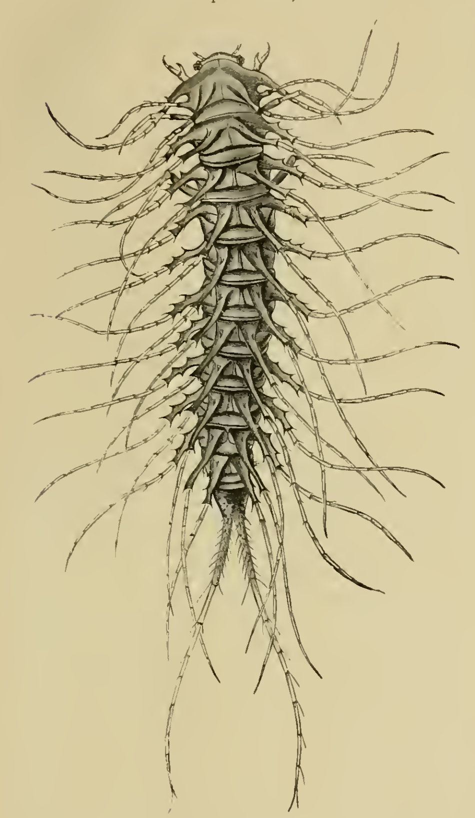


Fig. 261.
Larve von *Cnemidotus caesus* Duft. Vergr. 15 : 1. (Nach Schiödte aus Lampert 1910.)

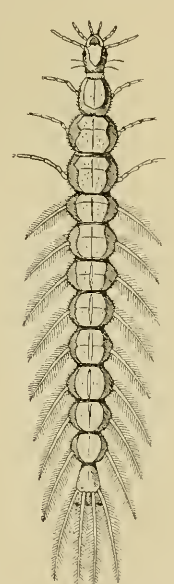


Fig. 260.
Larve von *Gyrinus marinus* Gyll. Vergr. (Nach Schiödte aus Henneguy.)

welche sie von Zeit zu Zeit an der Oberfläche aufnimmt, indem sie das Hinterleibsende aus dem Wasser streckt. Die Atemluft wird von dem reich entwickelten Haarkleid festgehalten, wofür die Form der Haare besonders günstig ist, welche kolbig verdickt, gefiedert und bedornt sein können.

Coleoptera. Die Spiracula der *Dytiscus*-Larve sind mit Ausnahme des letzten Paares geschlossen und funktionslos. Das letzte Paar ist an das hintere Körperende verlagert und liegt hier zwischen zwei blattartigen Anhängen, mit deren Hilfe sich die Larve an der Wasseroberfläche hält. Sie werden vom Wasser nicht benetzt und schließen, wenn das Tier taucht, zusammenklappend eine Luftblase ein, welche das Eindringen von Wasser in die Spiracula hindert. Bringt man an das Hinterende einer lebhaft atmenden Larve einen Tropfen Wasser, so werden die Respirationsbewegungen so plötzlich zum Stillstand gebracht, daß nicht die geringste Wassermenge in die Tracheen gelangen kann (Portier 1909).

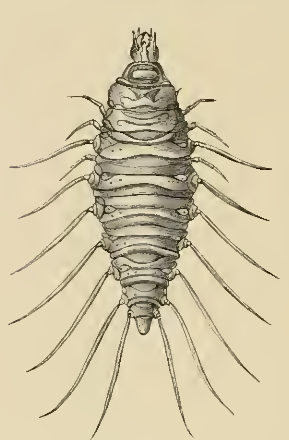


Fig. 262.
Larve von *Berosus spinosus* Stev. Vergr. 6 : 1. (Nach Schiödte aus Lampert 1910.)

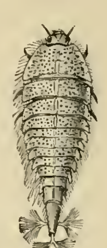


Fig. 263.
Larve von *Elmis*. Vergr. 16 : 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)

Geschlossen ist das Tracheensystem bei der *Gyrinus*-, *Pelobius*-, *Cnemidotus*- und der jungen *Elmis*-Larve. Diese sind somit sämtlich auf die Wasseratmung angewiesen. Die *Gyrinus*-Larven verfügen über 10 Tracheenkiemenpaare (Fig. 260). Die Anhänge, welche die *Pelobius*-Larve an den Hüften und an den 3 Thoraxsegmenten trägt sind büschelförmige tracheenlose Blutkiemen (Schiödte). Die Tracheenkiemen der *Cnemidotus*-Larve geben als paarige lange gegliederte Anhänge der Dorsalseite des Thorax und Abdomens dem Tier ein auffallendes und abenteuerliches Aussehen (Fig. 261).

Zur Luft- und Wasserrespiration sind die Larven der Cyphoniden (*Cyphon*, *Hydrocyphon*, *Helodes*) befähigt. Das einzige offene Stigmenpaar gehört dem vorletzten Abdominalsegment an und dient gewöhnlich zur Zuführung der Luft in die beiden stark erweiterten Längstracheenstämme. Außerdem trägt das Ende des Abdomens noch Tracheenkiemen, deren sich das Tier bei längerem Aufenthalt unter Wasser bedient.

Während bei der jungen *Elmis*- (Fig. 263), *Potamophilus*- und *Macronychus*-Larve das Tracheensystem noch geschlossen ist, treten später die dorsal gelegenen Stigmenpaare auf. Die außerdem entwickelten Tracheenkiemen liegen nach Dufour bei *Potamophilus* am letzten Abdominalsegment jederseits als drei Büschel fadenförmiger Anhänge. Die Äste der abdominalen Tracheen weisen zahlreiche blasige

Erweiterungen auf, deren Wand die Spiralfalte nicht verliert. Hier ist die Kiemenatmung der gewöhnliche Respirationsmodus, an dessen Stelle nur dann Stigmenatmung tritt, wenn die Larve bei niedrigem Wasserstande nicht mehr untergetaucht ist.

Die Larve von *Psephenus* (Elmiden) hat ein mesothorakales und ein dem vorletzten Segmente angehöriges Stigmenpaar, dagegen Kiemen am 2.—6. Abdominalsegment.

Von den Hydrophiliden-Larven besitzen die *Berosus*- (Fig. 262) und *Hydrous*-Arten laterale Kiemen, außerdem aber die gewöhnlichen beiden

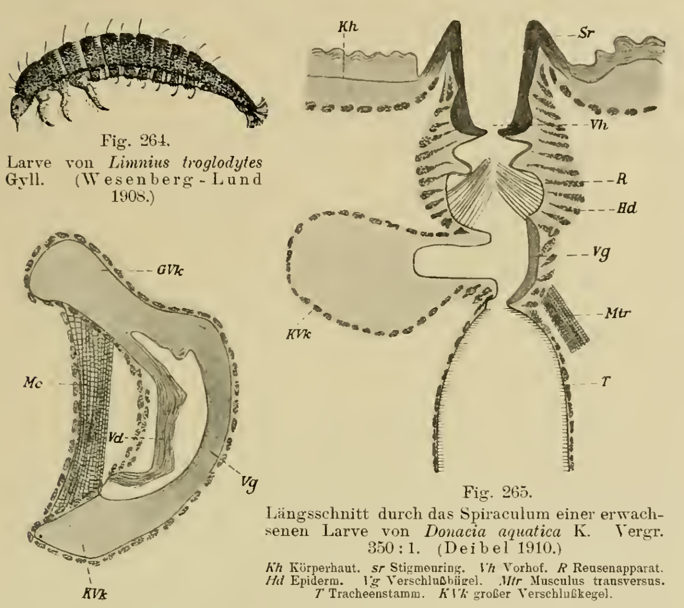


Fig. 264.
Larve von *Limnius troglodytes* Gyll. (Wesenberg-Lund 1908.)

Fig. 265.
Längsschnitt durch das Spiraculum einer erwachsenen Larve von *Donacia aquatica* K. Vergr. 350 : 1. (Deibel 1910.)

Kh Körperhaut. *sr* Stigmenring. *Vh* Vorhof. *R* Reusenapparat. *Hd* Epiderm. *Vg* Verschlußbügel. *Mtr* Musculus transversus. *T* Tracheenstamm. *KVk* großer Verschlußkegel.

Fig. 266.
Schnitt senkrecht zur Achse der Trachee durch den Verschlußapparat eines Larvenspiraculums von *Macroplea*. Vergr. 350 : 1. (Deibel 1910.)

GVk großer Verschlußkegel. *Vg* Verschlußbügel. *KVk* kleiner Verschlußkegel. *Vd* Verschlußband. *Mc* Musculus constrictor.

Endspiracula des Abdomens zur Aufnahme von Atemluft aus der Atmosphäre. — Eine für die Beurteilung der Larven bemerkenswerte Tatsache liegt darin, daß die erwachsene *Hydrophilus*-Larve nur ein Stigmenpaar am Ende des Abdomens besitzt, während der Embryo 7 Paare abdominaler Stigmenanlagen aufweist, von welchen 6 eine Rückbildung erfahren. Darin liegt eine deutliche sekundäre Abweichung der Larve von dem primären Verhalten, welche nicht zugleich auch die Imago betrifft. — Die beiden großen Tracheenlängsstämme der *Hydrophilus*-Larven münden in ein gemeinsames Atrium aus, welches mit unbenetzbarem Chitin ausgekleidet ist (Sicherheitskammer oder prästigmatische Kammer Portier's).

Die Larve von *Limnius troglodytes* Gyll. (Parnidae) besitzt an der Ventralseite des letzten Segmentes einen Kranz längerer weißer Fäden (Fig. 264), welche bald pinselförmig vereinigt, bald kranzförmig ausgebreitet sind und zurückgezogen werden können. Außer diesen Blutkiemen sind Spiracula vorhanden, die jedoch bei der fast beständig untergetauchten Lebensweise des Tieres nur ganz ausnahmsweise in Tätigkeit treten könnten. Leider macht Wesenberg-Lund (1908) keine näheren Angaben über die Respirationsorgane.

Eine genauere Untersuchung der Atmung von *Donacia* in den verschiedenen Stadien verdanken wir Deibel (1910). Bei der jungen Larve sind die Stigmengänge kollabiert. Reusen- und Verschlußapparat entstehen erst später, und erst im letzten Larvenstadium haben die Spiracula (ausschließlich des 2. thorakalen) ihre definitive funktionsfähige Gestalt erreicht (Fig. 265), ohne jedoch in Tätigkeit zu treten; denn die Larve lebt im Schlamm. Von einer Beschreibung der Spiracula und des Verschlußapparates (Fig. 266) kann mit dem Hinweis auf



Fig. 267.
Agriotypus armatus Walker. Vergr. 6 : 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)



Fig. 267 a.
Gehäuse einer von *Agriotypus* befallenen *Silo*-Larve mit riemenförmigem Fortsatz. Vergr. $1^1/_2$: 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)



Fig 267 b.
Mündung mit Deckel des *Silo*-Gehäuses nach dem Ausschlüpfen des *Agriotypus*. Vergr. $2^1/_2$: 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)

die Figuren abgesehen werden. Die dorsal am 8. Abdominalsegment gelegenen Spiracula des letzten Paares, die „Häkchenstigmata", zeigen einen komplizierten Bau, der hier nicht eingehend beschrieben werden kann (siehe Deibel 1910). Die Häkchen werden in sehr eigenartiger Weise zur Atmung verwendet. Schon v. Siebold (1859) fand, und seine Angabe wurde von Dewitz (1888) und Deibel (1910) bestätigt, daß das hintere Körperende in ein von der Larve in eine Pflanze gefressenes Loch gesteckt werde; indem die Häkchen in die Wurzel eindringen, werden die beiden hinteren Spiracula fest in die ausgenagte Grube der Wurzel eingedrückt, wobei eine Luftaufnahme aus den Interzellularräumen des Pflanzengewebes stattfindet. Nach Deibel tritt die Luft zunächst in die Hohlräume des Häkchens ein und dann zur Stigmenplatte. — Die Puppe atmet unter Wasser ebenfalls, indem sie die Lufträume des Wurzelgewebes der Nährpflanze benutzt.

Hymenoptera. Auch unter den Hymenopteren gibt es wasserbewohnende (parasitäre) Larven und Imagines (Ichneumoniden), welche sich zwar an das Wasserleben angepaßt, aber keine besonderen Respirationsorgane zur Ausbildung gebracht haben (*Prestwichia aquatica* Lubbock, deren Larven in den Eiern von *Ranatra*, *Notonecta*, *Dytiscus*,

Pelobius parasitieren; *Agriotypus armatus* Wlk., dessen Wirte Trichopterenlarven sind; *Anargus subfuscus* Först. in den Eiern von *Calopteryx virgo* L.; *Gyrocampa stagnalis* Heymons, dessen Weibchen und Wirt noch unbekannt zu sein scheinen).

Heymons (1908) berichtet, daß die jungen *Anargus* und *Prestwichia* schon luftgefüllte Tracheen besitzen, wenn sie ausschlüpfen und ins Wasser gelangen. Die Spiracula sind offen. Ganin's Ansicht, daß die Flügel unter Wasser als Kiemen gebraucht werden, weist Heymons zurück und glaubt vielmehr, daß eine Hautatmung möglich sei. In den Antennen und Beinen verlaufen die Tracheen dicht unter der dünnen Hautcuticula, und hier könnte der Gasaustausch stattfinden. Diese Hautatmung vermag aber auf längere Zeit dem Atembedürfnis nicht gerecht zu werden.

Die Larven von *Agriotypus armatus* Wlk. (Fig. 267) stellen einen langen riemenartigen Fortsatz her, welcher aus dem Gehäuse der Wirtslarve zwischen dessen Mündung und dem Verschlußsteinchen frei hervorragt und von einem lederartigen Deckel ausgeht, welcher die Mündung des Wirtsgehäuses hinter dem Steinchen verschließt. Müller (1889) sagt: „Es wäre denkbar, daß der Fortsatz die Atmung vermittelte. Der Fortsatz schließt Lufträume ein. — Man müßte annehmen, daß einmal ein Gaswechsel zwischen der Luft des Fortsatzes und der im Kokon, sowie zwischen Fortsatz und umgebendem Medium (Wasser) stattfindet. Es würde alsdann das Bändchen etwa wirken wie eine Tracheenkieme." — Während des 6 Monate langen Verharrens der Schlupfwespe (als Larve, Puppe und Imago) in dem Phryganeidengehäuse sei (nach Müller) ein anderer Weg des Gaswechsels absolut ausgeschlossen.

3. Respiration der Parasiten.

Die Parasiten sind für die Atmung, sofern sie nicht in direkter Berührung mit der Atmosphäre bleiben, auf die Tracheen und das Blut ihres Wirtstieres angewiesen oder (Parasiten des Darms) müssen die mit der Nahrung vom Wirte verschluckte Luft benutzen. — Im folgenden sollen einige Anpassungen der Schmarotzer an ihre Lebensweise mit Rücksicht auf die Respiration beschrieben werden.

Diptera. Bevor wir die Modifikationen des Tracheensystems der Gastriden beschreiben, wird es nötig sein, zunächst die Respirationsorgane der Musciden in Kürze kennen zu lernen. Bei der jungen Larve durchziehen den Körper in der Längsrichtung zwei Tracheenstämme, welche unter allmählicher Verjüngung nach beiden Seiten hin Tracheen abgeben. In jedem Segment verläuft ein Ast nach außen und einer nach innen; ferner ziehen mehrere größere Zweige zum Darm. Am Hinterende des zweiten Segmentes lösen sich die Längsstämme in ein Büschel feiner Äste auf, und im dritten Segmente verbinden sich beide durch eine Querkommissur, ebenso im 11. Segment. Dorsal am 12. Segment liegen die beiden Spiracula, welche jetzt noch aus einem nierenförmigen Chitinring bestehen, der z. T. von einer rundlichen dreieckigen Hautfalte umgeben ist. Nach der ersten Häutung gewinnt jedoch das Spiraculum eine ganz andere Gestalt: es treten in dem hellen ovalen Hofe zwei getrennte längliche Chitinringe auf, deren jeder eine Stigmenspalte einschließt, und nach der zweiten Häutung bilden sich 3 solche „Peritremata" mit ebensovielen

Spalten (Fig. 268). Jedes Peritrema besteht aus zwei ineinander umbiegenden Schenkeln, welche einen nur schmalen Spalt zwischen sich fassen, der noch durch Querfortsätze teilweise verdeckt wird. Nach innen vom Peritrema liegt eine feine strukturlose Membran mit einem mittleren Längsspalt, dem Eingang in den Tracheenstamm.

Das letzte (11.) Segment der Gastridenlarven, deren Respirationsorgane durch die parasitäre Lebensweise modifiziert erscheinen, stülpt sich nach innen zu einer ringförmigen wulstigen Falte ein, der äußeren Stigmenfalte (Fig. 269), welche im Inneren nochmals eine kleinere und schmälere Falte (innere Stigmenfalte) abgibt und schließlich in den Rand der Stigmenplatte übergeht, nachdem sie noch dicht vor der Platte eine sehr kleine Falte nach dem Körper zu gebildet hat,

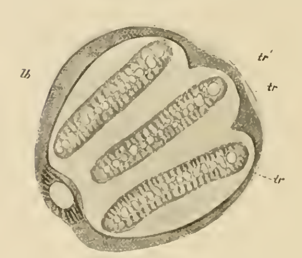


Fig. 268.
Eins der beiden hinteren Spiracula der Muscidenlarve (*Musca vomitoria* L.) nach der zweiten Häutung. Vergr. 160 : 1. (Weismann 1864.)

tr' äußerer Chitinring, die 3 länglichen Peritremata *(tr)* einschließend. Durch die Maschenräume des Gitterwerkes feiner Chitinstäbe erkennt man die Längsspalte zwischen den dicht aneinander schließenden „Labien" *(lb)*.

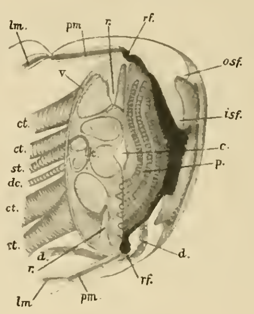


Fig. 269.
Rechte Hälfte des hinteren Körperendes der Larve von *Gastrus equi* Fabr.; man sieht von der Schnittfläche aus in den Körper hinein. Der sagittale Längsschnitt ist etwas rechts von der Medianlinie geführt, so daß die Zapfen des Ringes mit weggeschnitten und die drei Arkaden unten angeschnitten sind. Vergr. (Enderlein 1899.)

osf Äußere Stigmenfalte. *isf* innere Stigmenfalte. *p* Stigmenplatte. *rf* Ringfurche. *r* Ring. *c* Centralhöcker *d* Darm. *lk* Luftkammer mit den 6 Tracheenöffnungen. *v* Vorderwand der Lufkammer. *st* Seitentracheenstamm. *dc* Darmtracheenstamm. *ct* konische Tracheenstämme. *pm* Plattenmuskel. *lm* Längsmuskel.

die sich in Form einer Rinne um das ganze hintere Stigma zieht: die Ringfurche. Die beiden Stigmenfalten können sich lippenähnlich ganz über der Stigmenplatte schließen, welche im wesentlichen ein kompliziertes System von Stützvorrichtungen und Verschlußeinrichtungen darstellt und oralwärts von einem größeren Hohlraum, der Luftkammer, begrenzt wird. In der Kammer steht hinten dicht hinter der Stigmenplatte ein streifenartiger Ring aus spongiösem Chitin, der, gleich einem Diaphragma parallel zur Stigmenplatte gestellt, diese verdeckt. Mit seiner breiteren Basis setzt er sich an die Wand der Luftkammer an. Dorsal und ventral bildet der Ring je einen medianen größeren Zapfen, deren Enden sich einander nähern und nur einen geringen Zwischenraum zwischen sich lassen. Sie setzen sich in ihrer ganzen Länge an die Stigmenplatte an, welche auf ihnen ruht. Die orale Wand der Luftkammer ist der Ausgangspunkt für alle in den Körper eintretenden Tracheenstämme. Die beiden normalen Seitenstämme entspringen

in der Mitte der Wand, dicht darunter (nicht ventral) entspringen zwei Darmtracheenstämme und rings um diese vier Öffnungen liegen noch jederseits vier weite Löcher, deren sich anschließende ebensoviele Tracheenstämme alsbald nach allen Seiten hin eine vielfache Verästelung erfahren und in den Tracheenzellen endigen, welche die Hauptmasse des roten Organs bilden. Der seitliche Hauptstamm jederseits

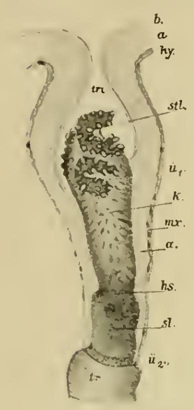


Fig. 270.
Ein vorderer Stigmenapparat von *Gastrus equi* Fabr. (Nat. Größe = 1 mm.) Apparat und Trachee sind körperlich, die umhüllende Epithel- und Chitinschicht im Schnitt gezeichnet. Luftsack von der Seite gesehen, so daß man von den vier hufeisenförmigen Stigmenwülsten nur zwei erkennt. (Enderlein 1899.)

tri Trichter. *k* Kopf. *hs* Hals. *sl* Stiel des Luftsackes. *stl* eines der Stigmenlöcher. *tr* Mündung des Seitentracheenstammes *ü*1 Übergangsstelle vom Epiderm zur Matrix. *ü*2 Übergangsstelle von der Matrix des Luftsackes zur Matrix des Tracheenstammes *hy* Epiderm. *a* Faserschicht. *b* äußere Schicht der Cuticula *mx* Matrix der Tracheenwand.



Fig. 271.
Ansicht eines Teiles des roten Organes einer jungen *Oestrus*-Larve. Vergr. 60 : 1. (Prenant 1900.)

wird vorn sehr eng und mündet, nachdem er unterwegs zahlreiche Zweige abgegeben hat, in einen chitinösen Luftsack, dessen vorderes Ende die Stigmenöffnungen trägt. Über diesen Stigmenlöchern findet sich eine trichterförmige Einstülpung der Körperhaut (Fig. 270), deren Mündung am Vorderrande des zweiten Segmentes liegt (Enderlein 1899).

In der Leibeshöhle fällt das oben erwähnte sogenannte rote Organ durch seine blutrote Färbung auf. Es setzt sich gewöhnlich aus zwei symmetrischen Teilen zusammen, die, rechts und links gelegen, von je vier starken Tracheenstämmen durchzogen werden. Auch der Fettkörper zerfällt in zwei Partien, welche vorn das rote Organ jeder Seite umgeben, ohne scharf von ihm abgegrenzt zu sein; vielmehr gehen die Tracheenzellen des roten Körpers allmählich in die Fettzellen über. Prenant (1900) vermutet mit allem Vorbehalt in dem roten Farbstoff Haemoglobin oder eine verwandte Substanz. Das rote Organ besteht aus zahlreichen großen Zellen, in welche die Tracheenendigungen eindringen (Fig. 271). Umgeben ist das ganze Organ von einer äußeren Cuticula und deren Matrix. Darauf folgt eine Muskelschicht und schließlich die Hauptmasse, welche aus den großen Endzellen der Tracheen

(Zellen des roten Organs oder Trachealzellen) und den Tracheen besteht. Die Form der mit bloßem Auge sichtbaren, im Durchmesser 1 mm großen Zellen wechselt. Sie empfangen von ihrem einen Pol die Tracheen, der andere Pol ist frei. Jede Zelle besitzt eine dicke Membran. Der Kern liegt ungefähr zentral (Fig. 272). Die in jede Endzelle eintretenden zahlreichen Tracheenzweige haben am Eintrittspol noch eine schwache Spiralfalte, verlieren diese aber bald, während sich die Intima bis in die feinsten Zweige erhält. Sie umgreifen den Kern derart, daß eine tracheenfreie circumnucleäre Zone entsteht, und in der Peripherie der Zelle finden sich die meisten und feinsten Tracheenzweige. Diese und die gröberen Stämme geben in ihrem ganzen entocytären Verlaufe sehr feine Zweige ab, welche, in verschiedener Weise verlaufend und mit einander in Verbindung tretend, ein Netzwerk bilden. Ein doppelter Contour dieser Zweige ist nicht zu erkennen, und sie sind nichts anderes als Gerüstfäden der Tracheenzelle, welche sich an die Tracheenwände ansetzen. Tracheenenden fand Prenant nicht; doch scheinen sie nicht netzförmig zu sein, sondern isoliert im Plasma zu liegen (Prenant 1900).



Fig. 272.
Zelle aus dem roten Organ einer 1 cm langen *Oestrus*-Larve mit intrazellulären Tracheenverzweigungen. Vergr. 250 : 1. (Prenant 1900.)

Die Larven der Gastriden sitzen an der Magenwand ihrer Wirte und somit muß ihre Stigmenplatte in der Regel vom Magensaft umspült sein, der jedoch am Eindringen durch die engen Stigmenspalten und die sie überdeckenden Chitinhärchen der Ränder verhindert wird. „Kommt nun eine Blase von der mit dem pflanzlichen Material der Nahrung des Wirtes jedenfalls reichlich verschluckten Luft oder der sonst im Magen vorhandenen sauerstoffhaltigen Gasmenge an das Stigma, so wird die Magenflüssigkeit schnell infolge ihrer geringen Adhäsion verdrängt. Es kann jetzt ungehindert ein Gasaustausch stattfinden. — In ähnlicher Weise wirken die vorderen beiden Stigmen." — Diese kommen jedoch wahrscheinlich zur Aufnahme der Luft kaum in Frage, da die Trichteröffnung meist in der Segmenteinschnürung verborgen ist und in der Regel in der Magenschleimhaut des Wirtes liegen dürfte, in welche die Larve einen ziemlich großen Teil ihres Vorderkörpers eingräbt. Zur Ausatmung aber können sie trotzdem gebraucht werden. „Ihre eigentliche Bedeutung erlangen die Vorderstigmen erst im Puppenstadium, wo sie sich in Form der runden braunen Knöpfchen hervorstülpen; die Innenwand des Trichters gelangt dann nach außen." — Enderlein faßt die Anpassungen der Gastridenlarven (im einzelnen muß auf seine interessante Abhandlung verwiesen werden) mit Rücksicht auf die Respiration in folgenden Sätzen zusammen: es kommt erstens zu einer Komplikation des die Luftwege verschließenden Mechanismus; zweitens zu einer Verlängerung

der Stigmenspalten; drittens zu einer Anlage von Luftreservoirs entweder rein räumlicher Art (*Cobboldia*), oder durch ausgedehnte Flächenbildungen des Chitins, an denen eine große Luftmenge verdichtet wird; viertens zu einer Vervollkommnung der Organisation für den durch das Blutmedium zu rezipierenden Sauerstoff.

Die *Hypoderma*-Larven entnehmen ihre Atemluft der Atmosphäre direkt, indem das die beiden Stigmata tragende Ende des Abdomens aus dem Geschwür des Wirtes (Mammalia) hervorgestreckt wird.

Nach Meinert (1889) sind bei der unter der Haut junger Vögel parasitierenden Larve von *Philornis molesta* Meig. die hinteren Spiracula stets in oberflächlicher Lage, die vorderen dagegen rudimentär.

Cholodkowsky (1884) machte eine für das Verständnis der Atmung parasitärer Insektenlarven wichtige Beobachtung an einer *Tachina*-Larve, welche in *Carabus* lebt. Darnach stehen die hinteren Spiracula des Parasiten dicht bei dem Spiraculum des Wirtskäfers mit einem Tracheenstamme in Verbindung; das Hinterende der Larve wird von einem chitinösen „Calyx" umfaßt. Der Parasit entnimmt also die Atemluft dem Tracheenstamme des Wirtes. Wahrscheinlich legt die Fliege ihr Ei an oder in das Spiraculum des Käfers, die junge Larve durchbohrt die Tracheenwand und streckt ihren Körper in die Leibeshöhle hinein, bleibt aber hinten mit dem Tracheenstamm in Verbindung und wird hier von chitinösen pathologischen Bildungen der Tracheenmatrix umgeben. — Ein ähnliches Verhalten konstatierte schon Kunckel d'Herculais (1879) bei einer Fliegenlarve aus *Pentatoma*.

Zur Ausbildung einer Rectalblase kommt es nach Pantel (1901) auch bei *Tachina*-Larven (vgl. Hymenoptera, S. 370) und verwandten Gattungen. Sie kann aus- und eingestülpt werden und zeigt im ausgestülpten Zustande einen vierlappigen Bau. Ihre Ausbildung steht in umgekehrtem Verhältnis zu der des Tracheensystems. Pantel schreibt ihr die Funktion einer Blutkieme zu.

Bei der Larve einer Acanthomeride (Diptera), *Acanthomera teretruncum* Fiebrig, welche in ausgemeißelten Gängen harter Hölzer Paraguays lebt, fand Fiebrig (1906) eigentümliche Verhältnisse: „Das amphipneustische Tracheensystem mündet mit dem hinteren Stigmenpaare in eine vom Körperende gebildete, muldenartige Kammer, die mittels einer kieferförmigen Klappe verschließbar ist." An der Unterseite der Klappe finden sich die sogenannten „fingerförmigen Körper" (Fig. 273), welche jederseits aus elf fächerförmig ausgebreiteten, fingerförmigen Anhängen bestehen. Diese sind außerordentlich reich mit Tracheen versorgt und machen ganz den Eindruck von Tracheenkiemen (Fig. 274). Da die Larve von einer aus dem Baum in den Bohrgang tretenden Flüssigkeit umgeben zu sein pflegt, kann man wohl mit Fiebrig annehmen, daß die Spiracula zeitweise geschlossen bleiben und dann die Atmung durch die fingerförmigen Organe erfolgt.

Siphonaptera. Bei den parasitären Weibchen von *Sarcopsylla penetrans* L. stehen die Endzweige der Tracheen ebenfalls in Verbindung mit besonderen ovalen oder runden Zellen, welche schon Landois bei *Pulex canis* Curt. als Respirationszellen beschrieben hat. Sie sind von einer dicken bindegewebigen Kapsel bedeckt; die Tracheen dringen in den Zellkörper ein (vgl. das rote Organ der Gastridenlarven). Auch nach anderer Richtung hin ist das Tracheensystem der *Sarcopsylla* in interessanter Weise umgebildet: die letzten Abdominalsegmente mit ihren

Stigmen stülpen sich nach innen ein und bilden die sog. „Kloake", in welche sich jederseits vier Tracheenstämme öffnen. Die Tracheen des Kopfes und Thorax erfahren keine Veränderung.

Hymenoptera. Die Larve von *Apanteles* hat im Anschluß an die endoparasitäre Lebensweise (in der Leibeshöhle der Raupe von *Pieris brassicae* L.) sehr merkwürdige Verhältnisse ausgebildet. Der Enddarm (der gegen den Mitteldarm abgeschlossen ist) ist vollständig prolabiert und ragt als prall mit Blut gefüllte sog. Schwanzblase aus dem After heraus (Kulagin 1892). Das Herz ragt in den Blutraum der Schwanzblase hinein und nimmt hier durch ein sehr großes Ostium Blut auf. Funktionell ist die Schwanzblase jedenfalls als Blutkieme anzusehen, welche dem sie umspülenden Blute des Wirtes den Sauerstoff entnimmt (Ratzeburg 1844; Weißenberg 1908). Die Rückbildung der Schwanzblase beginnt, wenn sich die Tracheen mit Luft füllen. In den jüngsten

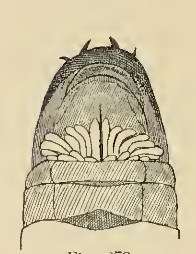


Fig. 273.
Hinterende der Larve von *Acanthomera teretruncum* Fiebrig. Ventralansicht. Vergr 3:1. (Fiebrig 1906.)



Fig. 274.
Das fingerförmige Organ der Larve von *Acanthomera teretruncum* Fiebrig. Vergr. 10:1. (Fiebrig 1906.)
a die Stelle des Organs, an welcher dieses aus dem Körper tritt.

Larvenstadien fehlen indessen die Tracheen noch vollständig, entwickeln sich aber allmählich, um zunächst noch luftfrei zu bleiben. Zuletzt erst, nicht lange vor dem Ende des parasitären Lebens, füllen sie sich mit Luft, und noch später, wenn das Tier seinen Wirt verläßt, öffnen sich die Stigmata. Mit dem ersten Auftreten von Luft in ihrem Lumen übernehmen die Tracheen die Atmung, daher die Schwanzblase, die Seurat unzweifelhaft irrtümlich als Bewegungsorgan anspricht, jetzt ohne Nachteil wieder eingezogen werden kann (Weißenberg 1908).

Die endoparasitären Larven der entomophagen Hymenopteren (soweit sie keine Schwanzblase besitzen) atmen nach Seurat (1899) in der Jugend, wenn die Tracheen noch keine Luft enthalten, durch die Haut und entnehmen den Sauerstoff dem Blute des Wirtes. Auch später bleiben die Tracheen noch geschlossen, füllen sich aber mit Luft, und die Atmung wird dadurch unterstützt, daß die innere Fläche der Haut mit einem reichen Netze feiner Tracheen ausgekleidet ist.

4. Intrauterine Atmung der Pupiparen-Larven.

Bei den weiblichen Pupiparen gestaltet sich die Tracheenverteilung etwas anders als bei den Männchen: an der Wand des Uterus verzweigt sich eine enorme Anzahl von Tracheen, welche zwei Gruppen unterscheiden lassen; die Tracheen der einen Gruppe beziehen ihre Luft durch die hinteren Spiracula, die der anderen durch die vorderen abdominalen und die thorakalen Stigmata. Alle konvergieren gegen die Mitte des Abdomens und bedecken den Uterus mit ihren Ramifikationen. Diese reiche Ausstattung mit Tracheen dürfte den Larven die intrauterine Atmung erleichtern. Die Larven atmen durch die hinteren Spiracula die durch die mütterliche Vulva eindringende Luft; doch glaubt Massonat, daß sich auch die seitlichen Stigmata der Larve, die er offen fand, an der Respiration beteiligen. Durch sie scheint ein respiratorischer Austausch zwischen Mutter und Larve stattzufinden (Massonat 1909).

5. Die Atmung.

Die allgemeine Physiologie der Atmung, des sie charakterisierenden Sauerstoffverbrauchs in den lebenden Geweben und der Kohlensäureabgabe (Gasaustausch) darf hier als bekannt vorausgesetzt werden. Wir wenden uns daher gleich speziell der Atmung der Insekten zu.

Die Größe der gesamten Körperoberfläche in ihrem Verhältnis zu der Masse des ganzen Tieres bedingt nicht ausschließlich die Ausbildung besonderer Respirationsorgane an Stelle der Hautatmung, sondern einerseits das Atmungsbedürfnis, das von verschiedenen Faktoren abhängt, und andererseits die Fähigkeit der Haut, diesem zu genügen, nicht mit Rücksicht auf ihre Ausdehnung allein, sondern in Abhängigkeit von der qualitativen Beschaffenheit ihrer Cuticula.

Atembewegungen.

Um die Ventilation der Tracheen zu bewirken, sehen wir die Insekten bestimmte Bewegungen (gewöhnlich des Abdomens) ausführen. Da den Tracheen eigene Muskeln fehlen, welche eine Erweiterung und Verengerung ihres Lumens im Interesse des Luftaus- und -eintrittes bewirken könnten, müssen die Körpermuskeln diese Funktion übernehmen; und da sich das Tracheensystem äußerst reich in allen Geweben zu entfalten pflegt, muß auch jede Muskelkontraktion indirekt einen Druck wenigstens auf eine Anzahl seiner Zweige ausüben und die in ihnen befindliche Luft bewegen, oder vielleicht auch zerrend wirken und dann die Tracheenwände etwa nach Art einer Ziehharmonika auseinanderziehen, so ihr Lumen vergrößern und durch negativen Druck eine Inspiration herbeiführen. Die durch die speziellen Respirationsmuskeln unter antagonistischer Mitwirkung des Skelettes bewirkte, regelmäßige In- und Exspiration wird durch die Verschlußvorrichtungen an den Stigmen reguliert. Das Vordringen der Atemluft bis in die feinsten Tracheenkapillaren wird jedenfalls durch die Muskeln und die Verschlußvorrichtungen erzwungen, indem die ersteren durch ihre Kontraktion auf die luftgefüllten Tracheen drücken und die letzteren das Entweichen der Luft nach außen verhindern.

Die Atembewegungen des Abdomens lassen sich bei vielen Insekten leicht beobachten. Die Exspirationsbewegung ist aktiv, die Inspirationsbewegung passiv. Die rhythmische Bewegung betrifft die Dorsal- oder Ventralwand des Abdomens, oder dessen Seiten werden abwechselnd

eingezogen und wieder ausgedehnt, wobei die weichen Intersegmentalhäute und die Verbindungshäute zwischen den Bauch- und Rückenplatten des Ektoskelettes die Bewegungen ermöglichen. Im übrigen gestalten sich die Atembewegungen nicht bei allen Insekten (hier ist nur von den Land- und luftatmenden Wasserinsekten die Rede) gleich. Die meisten Coleopteren heben und senken nur die hierzu besonders geeignete Rückenwand des Abdomens, welche, durch die Elytren geschützt, eine weiche Beschaffenheit behalten konnte. Wenn die Luftsäcke gefüllt werden sollen (Lamellicornia), werden die Atembewegungen besonders lebhaft (*Melolontha*), und der Kopf, der Prothorax und die Flügel beteiligen sich an ihnen in der vom Maikäfer ja allgemein bekannten Weise. — Viele Dipteren führen eine nur auf die vorderen Abdominalsegmente beschränkte pumpende Bewegung aus, wobei die vorderen Bauchplatten gegen die Rückenplatten bewegt werden. — Das ganze Abdomen wird bei den Blattiden durch die Atembewegungen beansprucht, indem sich sowohl die Rücken- als auch die Bauchseite einander nähern und wieder voneinander entfernt werden. — Contejean (1890) stellte bei *Decticus verrucivorus* L. fest, daß die Exspiration länger dauerte als die passive, durch die Elastizität des Ektoskeletts und die Reaktion der Eingeweide hervorgerufene Inspiration. Die Ausdehnung des Abdomens wird nach allen Dimensionen hin verändert, und die dem Thorax zunächst liegenden Segmente atmen am intensivsten. Jeder Inspiration folgt eine kurze Pause. Auch am Ende der Exspiration befindet sich stets noch Residualluft in den Tracheen, deren vollständige Kompression ja die Spiralfalte verhindert. Die thorakalen und cephalen Tracheen exspirieren nur unter dem positiven und inspirieren unter dem negativen Blutdruck. Der Verlust des Kopfes verlangsamt den Respirationsrhythmus kaum, und jeder Teil des zerschnittenen Abdomens atmet weiter. — Sehr lebhaft sind die Atembewegungen bei großen Libellen, an welchen sich leicht beobachten läßt, wie die Seitenflächen des Abdomens in Tätigkeit treten. Die Flanken werden bei der aktiven Exspiration einander genähert und bei der Inspiration voneinander entfernt. — Bei den Hymenopteren und manchen Dipteren macht sich eine andere Art der Atembewegung bemerkbar, welche darin besteht, daß die Abdominalsegmente dem Bedürfnis entsprechend mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit fernrohrartig ein- und wieder ausgezogen werden.

Die Anzahl der Atembewegungen ist nicht nur generell, sondern auch je nach dem subjektiven Zustande des Individuums verschieden. Burmeister sah Libellen 30—35 (Rathke 80—90), Sorg (1805) *Lucanus cervus* L. 20—25, *Locusta viridissima* L. 50—55, *Deilephila euphorbiae* L. 20 Atembewegungen in der Minute ausführen.

Für die Atmung kommen ferner unzweifelhaft auch die Flug- und Gehbewegungen in Frage, und bei den Larven, sofern sie eigentliche Respirationsbewegungen kaum erkennen lassen, die Bewegungen des Körperstammes mit den Verschiebungen der Segmente gegeneinander. Daß im Zustande der Erregung und während intensiver Muskelarbeit (Flug, Graben usw.) die Atmung eine Beschleunigung erfährt, wird aus allgemein physiologischen Gründen leicht verständlich und ist auch durch Beobachtung und Experiment konstatiert worden.

Langendorff (1883) stellte fest, daß die Atembewegungen des Maikäfers auch nach dem Verlust des Kopfes noch über eine Stunde fortgesetzt wurden, und daß auch der Prothorax entfernt werden könne,

ohne sie aufzuheben. Libellen zeigten ein ähnliches, schon von Marshall Hall (1842) beobachtetes Verhalten; doch atmete hier auch das vom Thorax vollkommen getrennte Abdomen weiter, ja die einzelnen Teile des zerschnittenen Abdomens behielten noch einige Zeit die Atembewegung bei, welche Langendorff noch an Stücken sehen konnte, die in ihrer Größe einundeinemhalben Segmente entsprachen (vgl. Contejean 1890). Hier liegt also unzweifelhaft, wie auch bei *Decticus* (siehe oben), ein respiratorisches Zentrum in jedem Abdominalsegment (soweit ihm ein Ganglion angehört). Diese physiologische Metamerie wird natürlich überall da einer Konzentration Platz machen müssen, wo eine starke morphologische Zentralisation des Nervensystems eingetreten ist (vgl. auch Plateau 1882).

Gasaustausch.

Wenn auch seit Malpighi nicht mehr daran gezweifelt worden ist, daß die Insekten atmen und zu diesem Zwecke besondere Organe besitzen, so ist doch die Physiologie der Atmung dieser Tiere auch heute noch keineswegs in allen Punkten vollkommen geklärt. Zunächst herrschte wohl allgemein die von den Wirbeltieren her übernommene Auffassung, die noch Palmén (1877) vertritt, daß der Gasaustausch durch die Wand der Atmungsorgane derart stattfinde, daß dem umspülenden Blute allein die Aufgabe zufällt, die Atemgase aufzunehmen und abzugeben, und daß die Atmung der Zellen und Gewebe durch das Blut vermittelt werde. Demgegenüber sind namentlich neuere Forscher der Ansicht, daß die stärkeren Tracheen wesentlich nur Leitbahnen für die Atemluft darstellen und ihre feinsten Verzweigungen in die Gewebe eindringen, wo sie ohne Vermittlung des Blutes den Gasaustausch ermöglichen. Es bleibt jedoch wahrscheinlich, daß auch die zwischen den Umgängen der Spiralfalte dünnwandigen, stärkeren Tracheenstämme Gase durchlassen und direkt an das Blut abgeben oder aus ihm aufnehmen, denn die Durchlässigkeit für Gase wurde experimentell sogar für die viel dickere Cuticula einer Sphingidenraupe nachgewiesen. Daß möglicherweise der Sauerstoff von den betreffenden Zellen direkt den Tracheenenden entnommen, die Kohlensäure dagegen an das Blut und erst durch dessen Vermittlung an stärkere peripherische Tracheen oder (Darmatmer) an die Darmwand abgegeben und so aus dem Körper entfernt werde, ist vorläufig noch eine unbewiesene Annahme. Unzweifelhaft fällt bei den Insekten in vielen Fällen (wenn nicht überall, wenigstens in beschränktem Grade) dem Blute die Rolle eines Vehikels für die Atemgase zu. Das beweisen z. B. die Blutkiemen, die lebhafte Zirkulation des Blutes an den respirierenden Körperwänden (nach Lübben 1907), die merkwürdige Antennenrespiration von *Macroplea* (siehe oben) und diejenigen Larven, bei welchen die Tracheen nur äußerst dürftig entwickelt sind (*Corethra*).

Übrigens wäre es wohl möglich, daß in manchen Fällen eine Lokalisation der Gasaufnahme und -abgabe wenigstens bis zu einem gewissen Grade durchgeführt wäre; daß beispielsweise durch Blutkiemen nur oder vorwiegend eine Abgabe, dagegen durch die Haut und die Tracheen oder das Blut die Sauerstoffaufnahme und Weiterleitung bewirkt würde; wo Blutkiemen fehlen, könnte dann möglicherweise funktionell der Enddarm als Exspirationsorgan in Frage kommen. Es handelt sich hier jedoch nur um Vermutungen, welche vielleicht Hinweise für künftige Untersuchungen geben können.

Miall macht auf die Schwierigkeiten im Verständnis des Gasaustausches der Tracheenkiemen aufmerksam. Man nimmt gewöhnlich an, daß der im Wasser gelöste Sauerstoff in die Tracheenlumina gelange, indem er einfach durch das dünne, diese vom Wasser trennende Gewebe hindurchdiffundiere; aber was zieht das Gas in die Tracheenhohlräume und wodurch wird die Kohlensäure zum Austreten veranlaßt? Bei jungen Larven sind die Tracheen mit Flüssigkeit gefüllt, in welcher später Gasbläschen auftreten, die sich vermehren, sich miteinander vereinigen und schließlich die Flüssigkeit ganz verdrängen. Nach den Gesetzen der Osmose und Diffusion ist diese Tatsache nicht ohne weiteres zu erklären; man versteht weder den Beginn noch den Fortgang dieses Prozesses ohne Zuhilfenahme einer speziellen Tätigkeit des lebenden Protoplasmas, einer Art Gasexkretion der Zellen. In den Darmkiemen der Odonatenlarven würden die Zellen der Kiemenblättchen diese Aufgabe übernehmen, weil ja die Tracheen, in ihren Körper selbst eindringend, intrazellulär verlaufen (Sadones 1896).

Sadones sucht für die Odonatenlarven die Frage zu beantworten, wie die Bewegung der Luft in den Tracheen bewirkt werde. Er glaubt, daß mit einer Längsstreckung der Tracheen, bei welcher die Umgänge der Spiralfalte auseinandergezogen und das dünne Intimachitin zwischen ihnen gespannt werde, eine Erweiterung des Lumens verbunden sei, welche inspirierend wirke und den Tracheenhohlraum um das Doppelte seiner Ausdehnung vergrößern könne. Der Zug in der Längsrichtung der Tracheen würde ebenso wirken, wie der Mechanismus einer Handharmonika (Harmonikatheorie). Sadones glaubt hierin den allgemeinen Mechanismus erkannt zu haben, welcher die Lufterneuerung in den Tracheen während der Atembewegung des Tieres ermöglicht. Die aufgenommene frische Luft mischt sich mit der verbrauchten in den Tracheen, und jedesmal bei der Exspiration wird etwas verbrauchte Luft ausgestoßen und durch frische ersetzt. Diesen Respirationsmechanismus hält Sadones auch für genügend, um die Lufterneuerung in den Darmkiemen zu bewirken, deren Tracheen sich unter dem verstärkten und nachlassenden Drucke der Atembewegung in der Längsrichtung strecken und wieder verkürzen und so den aufgenommenen Sauerstoff an die übrigen, von außen nicht zugänglichen Tracheen abgeben. Es bleibt nun aber noch die Frage offen, wie die Abgabe der Kohlensäure vor sich gehe und ob diese an den Orten der Sauerstoffaufnahme oder anderswo geschehe. Sadones ist der Ansicht, die manches für sich hat, daß den Kiementracheen nur die Sauerstoffaufnahme zufalle, die Abgabe der Kohlensäure dagegen zum Teil wenigstens durch Vermittlung des Blutes vor sich gehe, welches zwischen die beiden Lamellen jeder Darmkieme dringt. Das Blut nimmt nur sehr wenig Sauerstoff auf, der vorwiegend von den Epithelzellen an die Tracheenenden abgegeben wird; und es bedarf des Sauerstoffes deswegen nicht, weil ja fast jede Zelle des Insektenkörpers seine Trachee besitzt. Das Blut ist hier nicht, wie bei den Wirbeltieren, Träger des Sauerstoffes, wohl aber der Kohlensäure, die es in den Bluträumen der Tracheenkiemen durch Vermittlung der Wandzellen an das Wasser abgibt. Es erscheint dann möglich, daß diese Aufgabe in erster Linie den hohen Epithelzellen an der Basis der Tracheenkiemen zufällt; und wenn die Rektaldrüsen (siehe Darm) den Rektalkiemen homologe Bildungen sind, wäre möglicherweise die Funktion der Rectaldrüsen, die man nicht kennt, darin zu suchen, daß sie aus dem Blute Kohlensäure aufnehmen und an das Darmlumen abgeben.

Bütschli (1874) konstatierte an der Hand von Versuchen mit *Periplaneta orientalis* L., daß bei niederen Temperaturen ein sehr beträchtlicher Teil des eingeatmeten Sauerstoffes „aufgespeichert" werde, während bei hohen Temperaturen, auf welche ja die Insekten sehr allgemein, wenngleich nicht durchweg mit größerer Lebhaftigkeit reagieren, der gesamte eingeatmete Sauerstoff sogleich zur Oxydation verbraucht werde.

Durch Versuche mit Raupen und Puppen gewannen Régnauld und Reiset (1849) das Ergebnis, daß diese Tiere mehr Sauerstoff aus der Luft aufnehmen, als sie mit der Kohlensäure wieder ausscheiden. Bachmetjew (1902) glaubt dies damit erklären zu können, daß sich ein Teil des Sauerstoffes mit dem Wasserstoffe des Insekts zu Wasser verbinde.

Atmung während des Winterschlafes. Nach Regen's (1906) Beobachtungen an den Jugendformen von *Gryllus campestris* L. werden die Atembewegungen, welche bei dem wachenden Tiere deutlich wahrnehmbar sind, während des Winterschlafes unmerklich; dennoch hört die Atmung nicht ganz auf. Regen bestimmte die CO_2-Menge, welche während einer Stunde vom wachenden Tier im vorletzten metembryonalen Entwicklungsstadium ausgeatmet wird, auf 0,2694 mg bei einer Durchschnittstemperatur von 15°, während bei 0° während des Winterschlafes nur 0,02452 mg CO_2 ausgeatmet wurde.

Unterbrechung des Gasaustausches. Wenn der regelmäßige Gasaustausch z. B. durch Untertauchen des Körpers in Wasser unterbrochen wird, tritt der Erstickungstod ein. Dies gilt nicht nur für alle Landinsekten, sondern auch für diejenigen Wasserinsekten, welche ihre Atemluft der Atmosphäre entnehmen. Die Wasseratmer lassen sich natürlich nur in sauerstoffarmem oder sauerstoffreiem Wasser ertränken. — Unter Umständen wird die Erstickung sehr lange durch die dem Körper anhaftende Luft verhindert. Wenn jedoch der ganze Körper vom Wasser benetzt wird, scheint in manchen Fällen schon vor Ablauf einer Minute die Erstickung stattgefunden zu haben; denn die Bewegungen des Tieres hören auf. Der Tod tritt indessen nicht sofort ein, vielmehr sah Lubbock Ameisen, welche acht Stunden untergetaucht waren, sich wieder erholen. Selbst nach zweitägigem Untertauchen, ja nach 115 Stunden erholten sich Ameisen wieder wenigstens bis zur Rückkehr der Bewegungsfähigkeit, starben aber bald an den Folgen der Behandlung.

Die Insekten verbrauchen vor dem Ersticken zunächst den Sauerstoffvorrat der Tracheen; dann tritt vielleicht eine „intramolekuläre Atmung" ein, indem sauerstoffreiche Gewebe ihren Sauerstoff teilweise an O-arme Gewebe abgeben. Die vollkommene Lethargie vor Eintritt des Todes, d. h. die sehr starke Herabsetzung aller Lebensfunktionen, schiebt dessen Eintritt noch weiter hinaus, weil der Sauerstoffverbrauch auf das Mindestmaß eingeschränkt wird. Daraus erklärt sich der für luftatmende Tiere auffallend späte Eintritt des wirklichen Erstickungstodes.

So erstaunlich lange oft Insekten dem Erstickungstode im Wasser widerstehen, eine Tatsache, welche wesentlich damit zusammenhängt, daß diese Flüssigkeit die chitinöse Bekleidung des Respirationssystems nicht benetzt, so schnell erfolgt der Tod durch Ersticken, wenn man solche Flüssigkeiten in die Spiracula einfließen läßt, welche deren Wand benetzen. Der Tod einer Lepidopterenlarve kann in 4—5 Minuten herbeigeführt werden, wenn man alle Spiracula mit Öl bedeckt; und in Seifenwasser sterben Insekten viel schneller als in reinem Wasser. Das Öl wird durch den Verschlußapparat nicht vollständig zurückgehalten, sondern dringt, dessen Wand benetzend, in die Tracheen ein.

Dies gilt sehr allgemein für die Landinsekten. Bei der *Dytiscus*- und *Hydrophilus*-Larve liegen die Verhältnisse für die Tiere günstiger und sichern sie vor der Erstickung durch den Öltropfen. Gelangt das Öl durch den verengten Stigmengang in den weiteren Abschnitt der großen Tracheenstämme, so vermag es diesen nicht mehr zu verschließen; es verhält sich also wie ein Flaschenkork, welcher den Flaschenhals, ihn schließend, allmählich passiert, um schließlich, in den Flaschenbauch fallend, den Hals freizugeben. Die *Dytiscus*-Larve erstickt also an dem Öltropfen nicht. — Anders hilft sich die *Hydrophilus*-Larve: sie inspiriert durch das eine und exspiriert durch das andere ihrer beiden Stigmen; so dringt das Öl beispielsweise in das linke Spiraculum ein, fließt durch die Queranastomose in den rechten Tracheenlängsstamm und wird von hier mit der exspirierten Luft durch das rechte Spiraculum wieder ausgestoßen (Portier 1909).

Hat man in einen Teil des Tracheensystems Öl eintreten lassen, so wird dieses aus den Endzweigen resorbiert. Einige Tage nach der Ölinjektion zeigen viele Tracheenäste eine Degeneration und eine Ansammlung von Leukocyten in der Umgebung der Reste des nekrotischen Gewebes. Die Ölpartikelchen werden frei und von den Phagocyten resorbiert.

Mit der Körperflüssigkeit des Insekts mischbare Flüssigkeiten werden aus den Tracheen schnell resorbiert, und deren Permeabilität wird damit schnell wieder hergestellt. Feste, mit der Flüssigkeit eingedrungene Körperchen (Ruß, Chinesische Tusche, Karminkörnchen) bleiben in den stärkeren Tracheenstämmen lange Zeit liegen und haften an deren Intima; an den Endzweigen aber treten wohl Leukocyten in Tätigkeit, denn man findet solche mit den eingeführten Fremdkörpern beladen in den Geweben. — Daß durch die Spiracula leicht Sporen in den Körper der Insekten gelangen und diese so zur Eingangspforte für Infektionen werden können, deren die Leukocyten nicht immer Herr zu werden vermögen, sei hier nur kurz erwähnt (Portier 1909).

Funktion der Luftsäcke.

Das Vorkommen der Tracheenerweiterungen bei schweren mit relativ kleinen (Hymenopteren, Sphingidae) oder nur zwei aktiven Flügeln (Musciden, Lamellicornia) ausgestatteten, gut fliegenden Insekten und bei den besten Fliegern unter den Hexapoden überhaupt (Aeschniden, Libelluliden) gibt nach zwei Richtungen hin einen Hinweis auf ihre Funktion, welche, da die Luftsäcke in der Ruhe zusammengefallen sind, nur für die Dauer des Fluges in Frage kommt. Die Füllung der Säcke und Blasen vergrößert den Umfang des Tieres, es verdrängt mehr Luft und wird spezifisch leichter. Wie weit diese Verringerung des spezifischen Gewichtes geht, darüber liegen genaue Angaben meines Wissens nicht vor. Ob sie weit genug geht, um eine befriedigende Erklärung für die Existenz der Luftsäcke zu geben, läßt sich somit nicht entscheiden. Möglicherweise aber kommt noch ein anderer Punkt in Frage, den ich nicht mit derselben Bestimmtheit abzuleugnen vermag wie Kolbe (1893). Die lebhafte Flugbewegung steigert das Atembedürfnis. Entweder könnte nun während des Fluges durch die dünne Wand der spiralfaltenlosen Erweiterungen ein lebhafterer Gasaustausch des Blutes stattfinden, oder die Luftsäcke könnten ein dem gesteigerten Sauerstoffbedarf entsprechendes Quantum an Atemluft im Körper bereithalten, dessen Erneuerung sowohl während des Fluges als auch in den

Flugpausen geschehen kann. — Es erscheint auch nicht unmöglich, daß alle genannten Punkte gleichzeitig in Frage kommen.

Die Luftsäcke sollen ferner bei der Kopulation eine Rolle spielen (auch bei der Eiablage?). Der Druck auf die gefüllten Blasen bei gleichzeitig geschlossenen Stigmen begünstigt durch seine Wirkung auf die inneren Organe des Abdomens die Ausstülpung des Kopulationsorgans (Henneguy 1904).

Die vermeintliche Kohlensäureabsorption durch Puppen.

Nach den Untersuchungen der Gräfin M. v. Linden (vgl. Literaturverzeichnis) vermögen die Schmetterlingspuppen aus der atmosphärischen Luft Kohlensäure zu absorbieren und diese gleich den Pflanzen vornehmlich bei Lichtzutritt in einen kohlenstoffhaltigen Komplex und in Sauerstoff zu spalten und den Kohlenstoff als organische Substanz zum Aufbau ihres Körpers zu verwenden. Sie beobachtete, daß Puppen von *Papilio podalirius* L. und *Deilephila euphorbiae* L. in kohlensäurereicher Luft stetig an Gewicht zunahmen, während unter normalen Verhältnissen die Puppenperiode einen Gewichtsverlust mit sich bringt. — Diese Angaben stießen auf allgemeinen Widerspruch, weil sie zu den bekannten Tatsachen der Tierphysiologie in scharfem Gegensatze stehen, und die Nachuntersuchung von Th. von Brücke (1908) gelangte zu ganz anderen Resultaten. Der Kohlensäuregehalt der Atemluft kommt bei der Gewichtszunahme der Puppen (*P. podalirius* L.) als deren Ursache nicht in Betracht. Auch Puppen, die in atmosphärischer Luft mit Wasser benetzt gehalten wurden, nahmen an Gewicht zu (gegen v. Linden). „Der höhere Gehalt der Kohlensäurepuppen an organischem Material ist nicht durch Assimilation, sondern durch geringeren Verbrauch, der sich relativ langsam entwickelnden Puppe zu erklären." Die Verzögerung in der Entwicklung der Puppen führt v. Brücke auf eine narkotische Wirkung der Kohlensäure zurück. — Auch R. Dubois und E. Couvreur (1907) vermochten durch Experimente mit Puppen von *Pieris brassicae* L. die Angaben der Gräfin v. Linden nicht zu bestätigen.

Nebenfunktion der Tracheen.

V. Nietsch (1904) macht auf zwei Diaphragmata aufmerksam, welche bei *Locusta viridissima* L. und *Gryllotalpa* durch flächenhafte Verbreiterung und Verwachsung der Tracheenmatrix entstehen; eins liegt ventral und dient der Nervenkette als Unterlage, das andere dorsal und faßt das Rückengefäß in sich. Eine Fixierung der in der Leibeshöhle gelegenen Organe geschieht ja auch sonst vielfach durch die Tracheen, welche an sie herantreten und sie umspinnen oder zwischen ihre Bestandteile eindringen.

Literaturverzeichnis.

Barlow, W. F. Observations of the respiratory movements of Insects. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. 145. 1855.

Bassi, G. A. Rapporto alla sezione di zoologia, anatomia comparata e fisiologia del congresso di Venezia, sul passaggio delle materie ingerite nel sistema tracheale degli Insetti. Gazetta di Milano. T. 2. 1847.

— Rapport rélatif au passage des substances introduites dans le système trachéen des Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 3. sér. Vol. 15.

Bernard, H. M. An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sacs. Zool. Jahrb. Morph. Bd. 5. 1892.
Bonnet, Ch. Recherches sur la réspiration des Chénilles. Mém. math. des savants étrangers. Paris. Vol. 5. 1768.
Boyle, R. New pneumatical Experiments about Respiration. Philos. Transact. Vol. 5. Nr. 63. 1670.
Brauer, F. Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Stigmenplatten der *Gastrus*-Larven. Verh. d. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 13. 1863.
Brücke, E. Th. v. Über die angebliche Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. 1908.
Brues, Ch. Th. Peculiar tracheal dilatations in *Bittacomorphus clavipes* F. Biol. Bull. 1900 (Auszug v. H. A. Krauss: Allg. Zeitschr. f. Entom. 7. Bd. p. 486).
Bruntz, L. Sur la structure et le réseau trachéen des canaux excréteurs des reins de *Machilis maritima* Leach. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 146. 1908.
Cholodkowsky, N. Über eine am Tracheensysteme von *Carabus* vorkommende *Tachina*-Art. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.
Comstock, J. H. Note on respiration of Aquatic Bugs. Amer. Natural. Vol. 21. 1887.
Contejean, C. Sur le mode de réspiration du *Decticus verrucivorus*. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 111. 1890.
Conte, A., et C. Vaney. Sur la structure de la cellule trachéale d'Oestre et l'origine de formations ergastoplasmatiques. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 136. 1903.
Deibel, J. Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macroplea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 31. Bd. 1910.
Devaux, H. Vom Ersticken durch Ertrinken bei den Tieren und Pflanzen. Naturw. Rundschau. 6. Jahrg. C. R. Soc. Biol. sér. 9. T. 3. 1891.
Dewitz, H. Entnehmen die Larven der Donacien vermittelst Stigmen oder Atemröhren den Lufträumen der Pflanzen die sauerstoffhaltige Luft? Berlin. Ent. Zeitschr. 32. Jahrg. 1888.
— Einige Betrachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven. Zool. Anz. Bd. 13. 1890.
Dogs, W. Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinerea*. Mitth. nat. Ver. Greifswald. 40. Jahrg. 1909. (Inaug. Diss. Greifswald 1908.)
Dubois, R., et E. Couvreur. Sur la prétendue fixation possible du carbone par les Chrysalides. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 62. 1907.
Duclaux, E. Sur la réspiration et l'asphyxie des graines du Ver à soie. C. R. Acad. d. Sc. — Ann. Sc. de l'École normale supér. 1869.
Dufour, L. Nouvelles observations sur la situation des stigmates thoraciques dans les larves des Buprestides. Ann. Soc. Ent. France. 2. sér. T. 2. 1844.
— Déscription et anatomie d'une larve à branchies externes d'*Hydropsyche*. Ann. Sc. nat. Zool. 3. sér. T. 8. 1847.
— Recherches anatom. sur la larve à branchies extérieures du *Sialis lutraria*. Ann. Sc. nat. Zool. 3. sér. T. 9. 1848.
— De divers modes de réspiration aquatique chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 29. 1849.
Dutrochet, R. J. H. Du mécanisme de la réspiration des Insectes. Ann. Sc. nat. Zool. T. 28. — Mém. Acad. Sc. T. 14. 1833.
Enderlein, G. Die Respirationsorgane der Gastriden. Inaug. Dissert. Leipzig 1899. — Sitzungsber. d. K. K. Acad. Wiss. Wien. math. nat. Kl. Bd. 118. 1899.
— Läusestudien V. Schuppen als sekundäre Atmungsorgane usw. 12. Beitr. z. Kenntnis der antarkt. Fauna. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
Eysell, A. Beiträge zur Biologie der Stechmücken. Arch. f. Schiffs- und Tropenhygiene. Bd. 11. 1907.
Fiebrig, K. Eine morphologisch und biologisch interessante Dipterenlarve aus Paraguay (*Acanthomera teretruncum* spec. n. Fiebrig). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Husum. 2. Bd. 1906.
Fricken, W. v. Über Entwicklung, Atmung und Lebensweise der Gattung *Hydrophilus*. Tagebl. 60. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1887.
Gerstäcker, A. Morphologie der Orthoptera amphibiotica. Festschr. z. Feier des hundertjähr. Bestehens d. Ges. nat. Frde. Berlin 1873.
— Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24. 1874.
Groß, J. Über das Palmén'sche Organ der Ephemeriden. Zool. Jahrb. Morph. 19. Bd. 1903/04.
Haase, E. Holopneustie bei Käfern. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1887.

Hagen, H. A. Léon Dufour über die Larven der Libellen mit Berücksichtigung der früheren Arbeiten (Über Respiration der Insekten). Stettin. Entom. Zeitschr. Bd. 14. 1853.
— Beitrag zur Kenntnis des Tracheensystems der Libellenlarven. Zool. Anz. 1880.
— Kiemenüberreste bei einer Libelle. Glatte Muskelfasern bei Insekten. Ebenda. 3. Jahrg. 1880.
— Einwürfe gegen Palméns Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. Zool. Anz. 1881.
Haller, G. Die Stechmückenlarven. Arch. f. Naturgesch. Bd. 44. 1878.
Handlirsch, A. Wieviele Stigmen haben die Rhynchoten. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 49. Bd. 1900.
Hausmann, J. F. L. De animalium exsanguinum respiratione commentatio. Hannover 1803.
Heymons, R. Süßwasserhymenopteren aus der Umgebung Berlins. Deutsche Entomol. Zeitschr. 1908.
Holmgren, E. Die trachealen Endverzweigungen bei den Spinndrüsen der Lepidopterenlarven. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.
— Über das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen. Festschr. Liljeborg. Upsala 1896.
Howard, L. O. Respiration in the Culicidae. Entom. Record. Vol. 9. 1897.
Krancher, O. Das Atmen der Biene. Deutscher Bienenfreund. 16. Jahrg. 1880.
— Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
Kulagin, N. Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler. Zool. Anz. 15. Bd. 1892.
Lambrecht, A. Das Atmungsgeschäft der Bienen. Bienenwirtsch. Centralbl. 7. Jahrg. 1871.
— Luftverbrauch eines Biens und die damit zusammenhängenden Lebensprozesse der Glieder desselben. Ebenda. 1871.
Landois, H. Der Stigmenverschluß bei den Lepidopteren. Arch. f. Anat. 1866.
— Der Tracheenverschluß bei *Tenebrio molitor*. Ebenda.
—. u. W. Thelen. Der Tracheenverschluß bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 17. Bd. 1867.
Langendorff, O. Studien über die Innervation der Atembewegungen. 6. Das Atmungszentrum der Insekten. Arch. Anat. Physiol. Phys. Abt. 1883.
Lauterborn, R. Tracheenkiemen an den Beinen einer Perlidenlarve (*Taeniopteryx nebulosa* L.). Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
Liebe, O. Über die Respiration der Tracheaten, besonders über den Mechanismus derselben und über die Menge der ausgeatmeten Kohlensäure. Inaug.-Dissert. Chemnitz 1872.
Linden, Maria v. L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 141. 1905. — C. R. Soc. Biol. Paris. T. 59. 1905.
— Comparaison entre les phénomènes d'assimilation du carbone chez les chrysalides et chez les végétaux. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 59. 1905.
— L'augmentation de poids des chrysalides n'est pas due à l'absorption d'eau. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 59. 1905.
— Kohlensäure-Assimilation bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Verh. deutsch. Naturf. Ärzte. 77. Vers. Bd. 2. Hälfte 1. 1906.
— Die Atmung der Schmetterlingspuppen. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Nat. Heilk. Bonn 1905.
— Die Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. 1906. Suppl. 1 (p. 1). — Berichtigung von R. Anschütz u. E. Rimbach (p. 230). — Zur Klarstellung v. M. v. Linden (p. 230).
— Gewichtszunahme von Schmetterlingspuppen in kohlensäurereicher Atmosphäre. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Vers. 78. Tl. 2. Hälfte 1. 1907.
Loewe, C. L. W. De partibus quibus Insecta spiritus ducunt. Diss. inaug. Halae 1814.
Lubbock, J. Distribution of Tracheae in Insects. Transact. Linnean. Soc. London. Vol. 23. 1860.
Luciani, L., e D. Lo Monaco. Sui fenomeni respiratori delle crisalide del Bombice del Gelso. Atti d. R. Accad. dei Georgofili. Vol. 15. 1893.
— Sui fenomeni respiratori delle larve del Bombice del Gelso. Ebenda. Vol. 18. 1895.
Macgillivray, A. D. Aquatic Chrysomelidae and a table of the families of Coleopterous larvae. New York State Mus. Bull. 68. Albany 1903.
MacLaskie, G. Pneumatic functions of Insects. Psyche Vol. 3. 1883.
— The structure of the tracheae of Insects. Amer. Natural. Vol. 18.

Mac Leod, J. La structure des trachées et la circulation péritrachéenne. Bruxelles 1880.
Marshall Hall. Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems (Deutsch v. Behrend). 1842.
Martynow, A. Über einige eigentümliche Drüsen bei den Trichopterenlarven. Zool. Anz. 24. Bd. 1901.
De Meijere, J. C. H. Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven usw. Tijd. Ent. T. 38. 1895.
— Die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Zool. Anz. 23. Bd. 1900. — Zool. Jahrb. Morph. 15. Bd. 1902.
Meinert, Fr. De eucephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. Skr. Kjöbenh. nat.-math. Afd. 5, 3. No. 4. 1886.
— *Philornis molesta*, en paa Fugle snyltende Tachinarie. Vidensk. fra den naturh. Foren. 1889.
Miall, L. C. Some difficulties in the life of aquatic Insects. Nature. Vol. 44. London 1891.
Monnier. Sur le rôle des organes réspiratoires chez les larves aquatiques. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 74. 1872.
Moseley, H. N. Origin of Tracheae in Arthropoda. Nature. Vol. 17. 1878.
Müller, Fr. Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd tätigen Atemwerkzeugen. Entom. Nachr. 14. Jahrg. 1888.
Müller, G. W. Über *Agriotypus armatus*. Zool. Jahrb. Syst. 4. Bd. 1889.
— Noch einmal *Agriotypus armatus*. Ebenda. 5. Bd. 1890.
Newport, G. On the Respiration of Insects. Philos. Transact. Roy. Soc. London. T. 126. 1836.
— On the temperature of Insects (especially Hymenoptera) and its connection with the functions of respiration and circulation in the class of invertebrated animals. Philos. Transact. 1837.
— On the existence of branchiae in the perfect state of a Neuropterous Insect *Pteronarcys regalis* Newm. and other species of the same genus. Ann. Mag. Nat. Hist. Bd. 12. 1844.
— On the formation and the use of the airsacs and dilated tracheae in Insects. Transact. Linn. Soc. London. T. 20. 1851.
Nietsch, V. Das Tracheensystem der Insekten. Mitt. nat. Ver. Steiermark. Jahrg. 1904. H. 41 (p. LXXXV).
Nigmann, M. Anatomie und Biologie von *Acentropus niveus* Oliv. Zool. Jahrb. Syst. 26. Bd. 1908.
Nitzsch, G. L. Commentatio de respiratione animalium. Vitebergae 1808.
— Über das Atmen der Hydrophilen. Arch. f. Physiol. Bd. 10. 1811.
Oustalet, E. Notes sur la réspiration chez les nymphes des Libellules. Ann. de Sc. nat. Zool. Sér. 5. Vol. 11. 1869.
Packard, A. S. On the distribution and primitive number of spiracles in Insects. Amer. Natural. Vol. 8. 1874.
— On the nature and origin of the so-called „spiral-thread" of tracheae. Ebenda. Vol. 20. 1886.
Palmén, J. A. Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877.
Pantel, J. Sur quelques détails de l'appareil réspiratoire et de ses annexes dans les larves des Muscides. Bull. Soc. Ent. France. 1901.
— A propos de la vésicule anale chez les larves des Diptères cyclorhaphes. Ebenda.
Pekarski, J. Sur les cellules péritrachéales des Insectes. Soc. des Naturalistes. Odessa. Vol. 14. 1889.
Petri, L. Osservazioni sopra gli stigmi della *Sericaria mori*. Bull. Soc. Ital. Ent. Anno 33. 1901.
Plateau, F. Recherches expérimentales sur les mouvements réspiratoires des insectes. Extr. du Bull. Acad. roy. Belgique. 3. sér. T. 3. 1882. — Mém. Acad. Belg. T. 45. 1884.
Platner, E. A. Mitteilungen über die Respirationsorgane in der Haut bei der Seidenraupe. Müllers Arch. Physiol. 1844.
Poletajewa, Olga. Quelques mots sur les organes réspiratoires des larves des Odonates. Horae Soc. Ent. Ross. Vol. 15. 1880.
Portier, P. Études sur la réspiration. Mécanisme qui s'oppose à la pénétration de l'eau dans le système trachéen. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 66. 1909.
— Généralités du mécanisme de ferméture de l'appareil trachéen. Ebenda.
— Action des corps gros sur l'appareil stigmatique. Mécanismes de la lutte des larves aquatiques contre les phénomènes d'asphyxie. Ebenda.
— Sort de corps gros introduits dans les trachées. Ebenda.

Portier, P. Physiologie de l'appareil réspiratoire des Larves d'Oestre. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 67. 1909.
Pott, R. Chemical experiments on the Respiration of Insects. Psyche. Vol. 2. 1878.
Pouchet, Ch. H. G. Développement du système trachéen de l'Anophèle (*Corethra plumicornis*). Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872.
Prenant, A. Terminaison intra-cellulaire réellement cytoplasmique des trachées chez la larve de l'Oestre du Cheval. C. R. Soc. Biol. 1899.
— Notes cytologiques: cellules trachéales des Oestres. Arch. Anat. Micr. T. 3. 1900.
Rabák, E., u. O. Foustka. Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Arch. Ges. Physiol. Bd. 119. 1907.
Rabes, O. Über die Atmungsorgane der wasserbewohnenden Insekten und Insektenlarven. Prometheus, Jahrg. 16. 1905.
Rathke, H. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atmungsprozeß der Insekten. Schriften d. K. phys. ökon. Ges. Königsberg. 1. Jahrg. 1860.
Rebel, H. Zur Kenntnis der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepidopteren-Larven. Zool. Jahrb. Syst. 12. Bd. 1899.
Regen, J. Untersuchungen über den Winterschlaf der Larven von *Gryllus campestris* L. Ein Beitrag zur Physiologie der Atmung und Pigmentbildung bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
Regnault et G. Reiset. Recherches chimiques sur la réspiration des animaux des diverses classes. Ann. de Chim. et de Physique. III. sér. T. 26. 1849.
Reimarus, J. A. H. Über das Atmen, besonders über das Atmen der Vögel und Insekten. Arch. f. Physiol. Bd. 2. 1812.
Reinhard, H. Zur Entwicklungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenoptera mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung. Berliner Entom. Zeitschr. 9. Jahrg. 1865.
Roubaud, E. Branchies rectales chez les larves de *Simulium damnosum* Theob. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 144. 1907
Sadones, J. L'appareil digestif et réspiratoire larvaire des Odonates. La Cellule T. 11. 1896.
Schmidt, E. Über Atmung der Larven und Puppen von *Donacia crassipes*. Berliner Entom. Zeitschr. 31. Jahrg. 1887.
Scott, G. The distribution of tracheae in the nymph of *Plathemis lydia*. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 9. 1905.
Sharp, D. Observations on the respiratory action of the carnivorous Water-Beetles. Journ. of the Linn. Soc. 13. Zoology. 1877.
Siebold, C. v. Über die Lebensweise der *Donacia linearis*. Amtl. Ber. 34. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte (Karlsruhe). 1859.
Solowiow, P. Zur Kenntnis des Baues der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. 35. Nr. 19. 1910.
— Bau der Stigmen bei den Larven von *Cimbex*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 6. 1910.
Sorg, F. L. A. W. Disquisitiones physiologicae circa respirationem Insectorum et Vermium. Rudolstadt, pars 2. 1805.
Sprengel, C. Commentarius de partibus quibus Insecta spiritus ducunt. Lipsiae 1815.
Stokes, A. C. The structure of Insect tracheae etc. Science. 1893.
Suckow, F. W. L. Respiration der Insekten, insbesondere über die Darmrespiration der *Aeschna grandis*. Zeitschr. f. d. organ. Physik v. Heusinger. Bd. 2. 1828.
Taylor, Th. H. On the Tracheal System of *Simulium*. Trans. Ent. Soc. London. 1902.
Thienemann, A. Analkiemen bei den Larven von *Glossosoma boltoni* Curt. und einigen Hydropsychiden. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
— Biologie der Trichopterenpuppe. Zool. Jahrb. Syst. 22. Bd. 1905.
Treviranus, G. R. Versuche über das Atemholen der niederen Tiere. Zeitschr. f. d. Physiol. v. F. Thiedemann. Bd. 4. 1832.
Verson, A. Il mecanismo di chiusura negli stimmati di *Bombyx mori*. Atti Istit. Veneto Sc. 1887.
— Der Bau der Stigmen von *Bombyx mori*. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
Vogler. Die Tracheenkiemen der *Simulium*-Puppen. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. Bd. 7. 1887.
— Beiträge zur Metamorphose der *Teichomyza fusca*. Illustr. Zeitschr. Entom. Vol. 5. 1900.
Wahl, B. Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax* L. — Arb. a. d. Zool. Inst. Univ. Wien u. d. Zool. Stat. Triest. 12. Bd 1900

Wesenberg-Lund, C. Die litoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen. Internat. Revue Hydrobiol. Leipzig. 1. Bd. 1908.

Williams, Th. On the Mechanism of aquatic Respiration and on the Structure of the Organs of Breathing in Invertebrate Animals. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. T. 12, 13, 14, 16, 17, 19. 1852—57.

Wistinghausen, G. v. Über Tracheenendigung in den Sericterien der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.

Woodworth, C. W. Note on the respiration of *Aleurodes citri* (Ausz. v. A. Handlirsch, Zool. Centralbl. 9. Jahrg. No. 16/17. 1902). Canad. Entomolog. 1901.

Sechstes Kapitel.

Zirkulationsorgane und Leibeshöhle.

Von Prof. **Dr. P. Deegener**, Berlin.

Inhaltsübersicht.

Gelegentlich der Besprechung der Respirationsorgane wurde auf das korrelative Verhältnis der Tracheen zum Zirkulationsapparat hingewiesen. Wenn nun auch in den meisten Fällen (einige Ausnahmen wurden schon erwähnt) dem Blute nicht mehr allein die Aufgabe zufällt, den Transport der Atemgase zu übernehmen, so ist doch ein Kreislauf oder wenigstens eine Bewegung der Hämolymphe schon mit Rücksicht darauf erforderlich, daß die in ihr enthaltenen gelösten Nährstoffe allen Geweben zugeführt werden müssen. Diese Blutbewegung zu bewirken, reicht als propulsatorischer Apparat im allgemeinen der Herzschlauch (das sog. Rückengefäß) aus. Wo dies nicht der Fall ist, treten accessorische propulsatorische Organe auf, die als pulsierende Ampullen entwickelt sind und ihrerseits besondere Gefäße als Leitbahnen entsenden,

wie auch das eigentliche Herz eine vordere, nicht selbst pulsierende Aorta zu besitzen pflegt und in manchen Fällen auch aus seinem hinteren Ende Gefäße hervorgehen läßt (Ephemeriden). Wenn auch seitliche Arterien (und Venen) fehlen und das Blut vorwiegend in der Leibeshöhle zirkuliert, so ist doch für ein regelmäßiges Strömen in bestimmter Richtung einmal durch die Kontraktionen des Herzens von hinten nach vorn und ferner dadurch gesorgt, daß drei teilweise voneinander gesonderte Sinus (= Leibeshöhlenräume) bestimmte miteinander kommunizierende Blutbahnen bilden (Pericardial-, Circumintestinal- und Perineuralsinus). Diese Strömung des Blutes genügt zur ausreichenden Ernährung der Gewebe, ja sie kann auch mit Rücksicht auf die Atmung den Anforderungen entsprechen, wo z. B. eine Hautatmung besteht und das Tracheensystem stark reduziert ist (*Corethra*- und *Chironomus*-Larven). Im Hinblick auf diese und ähnliche Fälle ist es nicht möglich, dem Blute der Insekten jede Bedeutung als eines Trägers der Atemgase abzusprechen; auch bei wohlentwickeltem Tracheensystem dürfte diese Funktion des Blutes nur eingeschränkt, nicht aber ganz aufgehoben sein.

Die Leibeshöhle der Insekten besitzt keine eigene coelotheliale Auskleidung, welche sie von den in ihr gelegenen Organen sondert. Dennoch lehrt die Entwicklungsgeschichte, daß den Vorfahren der Hexapoden eine sekundäre Leibeshöhle zukam. Da der die inneren Organe in sich fassende Körperhohlraum einer Fusion der extracoelomialen Räume mit dem Coelom entspricht, wird man diese Leibeshöhle am passendsten als Mixocoel bezeichnen dürfen. Sie ist größtenteils von dem Fettkörper ausgefüllt, und in ihr zirkuliert das Blut, da besondere Blutgefäße (außer der Aorta) nur ausnahmsweise entwickelt sind (Haemocoel, Schizocoel).

1. Das Herz.

Das Herz, d. h. der eigentlich pulsierende Abschnitt des Rückengefäßes, liegt bei allen Insekten an der Dorsalseite des Abdomens. Es fehlt nur ausnahmsweise, z. B. unter den Apterygoten nach Berlese (1909) den Eosentomiden und Acerentomiden, bei welchen jedoch Diaphragmata (vgl. unten!) entwickelt sein sollen. Bei den Protapteriden ist das Herz vorhanden (Berlese, Schepotief, 1909). Das Fehlen des Rückengefäßes muß als ein sekundäres Verhalten angesehen werden. — Über das Herz der Cocciden existieren nur von List unsichere und dürftige Angaben, die sich auf *Orthezia cataphracta* Shaw. beziehen. Andere Autoren scheinen es nicht gefunden zu haben, und P. Mayer (1892) versichert ausdrücklich, daß bei *Coccus cacti* L. kein Rückengefäß entwickelt sei.

Morphologie des Herzens.

Die Ansichten der Autoren über den Bau des Insektenherzens sind recht verschieden, wie sich aus folgender Übersicht ergibt: Straus-Dürckheim (1828) und Newport (1839) vertreten die Auffassung, es handle sich um einen einfachen Schlauch, dessen seitliche Öffnungen (Lateralostien) sich durch innere Klappen schließen können, während vor diesen Ostien Taschenklappen entwickelt sein sollen, welche den Blutübertritt von Kammer zu Kammer regulieren und aus Falten der Herzwand bestehen. — Verloren (1844) meint, daß die Herzwand seitlich tiefe Einstülpungen besitze, welche, nach innen und vorn gerichtet, eine terminale Öffnung, das Ostium, tragen. Dieselben Ein-

stülpungen sollen zugleich, indem sie sich im Herzlumen zusammenlegen, den Blutstrom regeln. — Eine Reihe von Autoren sieht in dem Herzen ein in hintereinander gelegene Kammern eingeteiltes Rohr, dessen Kammerung der Segmentierung des Körpers entspreche. Die Kammern sollen durch Interventrikularklappen voneinander gesondert sein und je ein rechtes und ein linkes Ostium zum Eintritt des Blutes besitzen (Boas, Vogt und Yung, Fleischmann, Perrier, Kolbe). Nach anderer Darstellung (Taschenberg, Hatschek und Cori, Claus, Hayek, Judeich und Nitsche) sind die Kammern nicht durch Klappen, sondern durch Einschnürungen ihrer Wände voneinander abgegrenzt, welche ungefähr den Segmentgrenzen entsprechen. Eine dritte Reihe von Autoren endlich (R. Hertwig, Goette, Kennel, Huxley u. a.) betrachten das Herz als eine Röhre ohne Kammern und Interventrikularklappen mit symmetrischen Seitenostien. Nach Railliet, Altum u. a. wäre das Rückengefäß gekammert, die Grenzen zwischen den Kammern aber seien von Falten gebildet, welche zugleich die Ostien tragen. Henneguy läßt die Herzkammern miteinander durch Öffnungen kommunizieren, welche von hinten nach vorn gerichteten Klappenfalten angehören. An den Falten findet man jederseits ein Ostium ohne Klappe, durch welches die Herzhöhle mit der Leibeshöhle kommuniziert.

Popovici-Baznosanu (1905) suchte durch vergleichende Untersuchungen die morphologischen Verhältnisse des Herzens klar zu stellen und kam zu folgendem Resultat: „Das Herz der Insekten ist nicht gekammert, sondern eine kontinuierliche Röhre, in welcher das Bild der Kammerung nur durch das Zusammenklappen der Ostialfalten vorgetäuscht wird." Interventrikularklappen als besondere von den Ostialfalten differente Einrichtungen existieren nicht. Die Interventrikularklappen sind, wo sie vorkommen, Ostialfalten, die nach Verschluß der zugehörigen Öffnungen übrig geblieben sind und nur noch als Ventile wirken. Die sogenannten Interventrikularklappen fehlen jedoch in der Regel ganz. Es besteht somit eine wesentliche Übereinstimmung zwischen dem Herzen der Insekten und Crustaceen.

Popovici-Baznosanu's Untersuchung erstreckte sich zunächst auf die *Chironomus*-Larve, bei welcher das Herz vom 5.—11. Segmente reicht und sich vorn in die Aorta fortsetzt. Dieses Herz stellt einen bestimmten Strukturtypus dar und zeigt folgenden Bau: Am hinteren Ende liegen zwei Terminalostien. Die im 8.—10. Segment gelegenen Lateralostien sind gut entwickelt, die des 5.—7. Segmentes weniger gut. Von den Rändern der ersteren (des 8.—10. Segmentes) springen Falten in das Herzlumen vor, welche an den Terminalostien schräg von hinten nach vorn gerichtet sind, an den Lateralostien senkrecht zu den Seitenwänden des Rückengefäßes stehen. Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lateralostienpaaren liegen je zwei Lateralzellen der Herzwand einander gegenüber, welche nach innen vorspringen. Als Klappen können sie weder auf Grund ihrer Struktur noch ihrer Funktion bezeichnet werden, und Popovici-Baznosanu nennt sie „Muskelpelotten". — „Die Terminalostien haben die Gestalt von zwei Mundöffnungen"; jede besteht aus zwei Lippen, die sich, basal breit angesetzt, zu dünnen Randsäumen verschmälern. Jede Lippe hat einen Kern; die Lippen werden bei der Systole derart geschlossen, daß die beiden Kerne einander berühren. Das hintere Lateralostienpaar ist ebenso gebaut wie die Terminalostien, und auch die nächstfolgenden (nach vorn) sind nicht

wesentlich von ihnen verschieden (Fig. 275). An der Stelle, welcher das vierte Ostienpaar angehören sollte, ist das Herz erweitert, und an seinen Seitenwänden findet sich eine schwache, am Grunde nicht mehr offene Vertiefung. An Stelle des 5. und 6. Ostienpaares sind nur noch die Erweiterungen des Herzschlauches vorhanden. Im vierten Körpersegment wird ein 7. Pelottenpaar (P.-B. zählt von hinten nach vorn), während der Systole deutlich, zu welchem ein Ostienpaar gehört. (P.-B. fand zuweilen eine den Lippen der Ostien ansitzende Zelle, der er exkretorische Tätigkeit und die Aufgabe zuschreibt, das Blut vor seinem Eintritt in das Herz zu reinigen.)

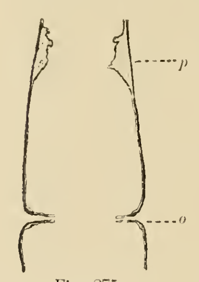


Fig. 275.
Das zweite Lateralostienpaar des Herzens der Larve von *Chironomus* in der Diastole. (Popovici-Baznosanu 1905.)
o Ostium. *p* Pelotte.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie hier, daß nämlich nur die (3) hinteren Lateralostienpaare funktionieren, die vorderen (3) Paare aber funktionslos bleiben, konstatierte auch Pantel (1898) bei der *Thrixion*-Larve. Wesentlich dasselbe Verhalten wie *Chironomus* zeigt auch die Larve von *Tanypus*, doch sind Ostien und Pelotten besser entwickelt, und alle Ostienpaare sind in Funktion.

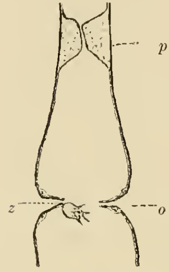


Fig. 275a.
Zweites Lateralostienpaar des Herzens der *Chironomus*-Larve in der Systole. (Popovici-Baznosanu 1905.)
p Pelotte. *o* Ostium. *z* (exkretorische?) Zelle.

Einen zweiten Bautypus des Insektenherzens repräsentiert das Rückengefäß einer anderen *Chironomus*-Larve (unbestimmter Art). Es endet auch hier mit einem Terminalostienpaar (Fig. 276), vor welchem (an der Grenze zwischen 9. und 10. Segment) das eine Zweiteilung des Herzens bedingende Klappenpaar liegt. Nahe hinter den Klappen befindet sich das wohlentwickelte erste Lateralostienpaar. Die Klappen sind schräg von hinten nach vorn gerichtete, bewegliche Falten der Herzwand, welche nach Jaworowski (1879) aus lateralen Herzwandzellen entstehen. Im vorderen Herzabschnitt sind vier rudimentäre Ostienpaare vorhanden. Diesen Strukturtypus (im einzelnen mit geringen Abweichungen) findet man bei der Larve von *Chironomus plumosus* L., *Ch. dorsalis* Meig., *Ch. variegatus* Winn., *Ch. riparius* Meig.



Fig. 276.
Hinterer Herzabschnitt der Larve von *Chironomus*. (Popovici-Baznosanu 1905.)
k Klappe. *1lo* erstes Lateralostienpaar. *to* Terminalostium.

Verson (1908) kommt durch Untersuchungen an *Sericaria* (*Bombyx*) *mori* L. wesentlich zu demselben Resultat wie Popovici-Baznosanu. Die acht Paare der Flügelmuskeln sind zwar streng segmental angeordnet, dem Rückengefäße selbst aber fehlt jede Segmentierung; es ist ein ein-

faches muskulöses Rohr ohne Klappen und Interventrikularsepten, also ohne jede Kammerung, das hinten blind endigt. Die sieben lateralen Ostienpaare sind zu eng, um Haemocyten in das Herzlumen eintreten zu lassen. — Die blinde Endigung des Herzens ist übrigens nicht bei allen Insekten zu konstatieren; so ist beispielsweise das Rückengefäß der entomophagen Hymenopterenlarven hinten weit geöffnet und nimmt das Blut aus der „Schwanzblase" (vgl. Respirationsorgane und Darm) auf (Seurat 1899).

Zawarzin (1911) untersuchte das Herz der *Aeschna*-Larve und kam zu folgenden Resultaten. Die hintere (8.) Herzkammer ist am größten und nimmt das ganze neunte Segment ein. Sie hat zwei mit Klappen versehene Lateralostien und ist durch eine Klappe von der vorhergehenden Kammer gesondert. Wenn ich die an dieser Stelle etwas unklare Darstellung Zawarzin's richtig verstehe, besitzen nur die beiden letzten Kammern laterale Ostien, während die übrigen (7?) Kammern diese Öffnungen vermissen lassen. Alle Kammern des ostienlosen vorderen Abschnittes sind durch einfache taschenförmige Klappen voneinander gesondert, und der Wand jeder Kammer gehört an der Stelle, welche

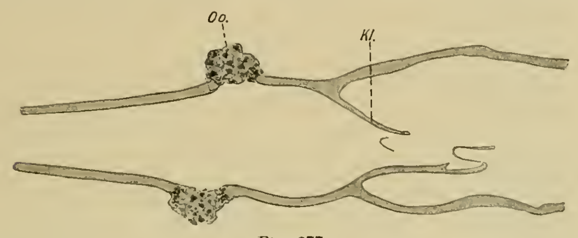


Fig. 277.
Flachschnitt durch das Herz der *Aeschna*-Larve. Vergr. 125 : 1. (Zawarzin 1911.)
Kl Klappe zwischen den Kammern. *Oo* Ostiumorgan.

die Lateralostien einnehmen müßten, ein Paar von „Ostiumorganen" (Fig. 277, *Oo*) an. Ferner gehört ein Paar dieser Ostiumorgane zu der Wand der Aorta im Mesothorax (vgl. Pericardialzellen).

Das Rückengefäß der jungen *Ctenophora*-Larve (Tipuliden) ist nur an seinen beiden Enden offen. Hinten nimmt es arterielles Blut auf (vgl. Respirationsorgane, Tracheenendigung in der Leibeshöhle) und erstreckt sich vom letzten Segmente bis zum Cerebralganglion. Es ist ein aus vollständig homogener kontraktiler Substanz aufgebauter Schlauch, dessen Wand in regelmäßigen Abständen in der Längsrichtung gestreckte, spindelförmige Kerne enthält. Die Kerne sind selbst kontraktil (? D.) und werden bei der Systole sphärisch. Vorn finden sich zwei Faltenklappen, welche das Zurückströmen des Blutes ins Herz verhindern. Das Rückengefäß enthält rein arterielles Blut.

Die Lage des Herzens kann in gewissen Grenzen wechseln. Bei den Muscidenlarven ist es nicht durch die Flügelmuskeln an der Haut, sondern an den beiden Tracheenstämmen befestigt, und es entfernt sich z. T. so weit von der Rückenhaut, daß sich der gefüllte Kropf zwischen sie und das Herz einschieben kann.

Das Rückengefäß von *Bombus* besteht aus fünf gesonderten Kammern, deren vordere sich in die Aorta fortsetzt. Jede Kammer verschmälert

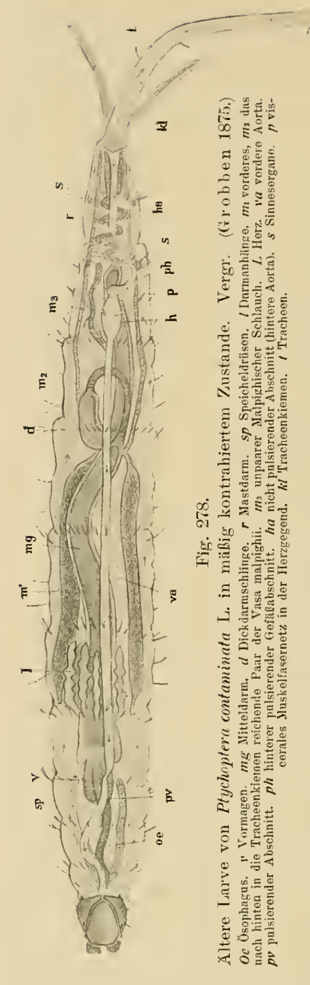


Fig. 278.
Ältere Larve von *Ptychoptera contaminata* L. in mäßig kontrahiertem Zustande. Vergr. (Grobben 1875.)
Oe Ösophagus. *v* Vormagen. *mg* Mitteldarm. *d* Dickdarmschlinge. *r* Mastdarm. *sp* Speicheldrüsen. *l* Darmanhänge. m_1 vorderes, m_2 das nach hinten in die Tracheenkiemen reichende Paar der Vasa malpighii. m_3 unpaarer Malpighischer Schlauch. *L* Herz. *va* vordere Aorta. *pv* pulsierender Abschnitt. *ph* hinterer pulsierender Gefäßabschnitt. *ha* nicht pulsierender Abschnitt (hintere Aorta). *s* Sinnesorgane. *p* viscerales Muskelfasernetz in der Herzgegend. *kl* Tracheenkiemen. *t* Tracheen.

sich nach vorn in Form eines abgestumpften Kegels und gewinnt eine zartere Wand, erweitert sich dagegen nach hinten, und die Seitenwände fallen etwas ein. Das vordere Ende jeder Kammer ragt in das hintere Ende der vorhergehenden hinein. Jedes vordere Kammerende erscheint von beiden Seiten abgeplattet und bildet einen vertikalen Spalt (Ostium), dessen Winkel an der Innenfläche des hinteren erweiterten Abschnittes der nächsten Kammer befestigt sind; die Kammern stehen also nur an diesen beiden Punkten miteinander in Verbindung, neben welchen die Kammerränder frei bleiben und so jederseits einen Gang offen lassen, durch welchen das Blut aus der abdominalen Leibeshöhle in das Herzlumen eintreten kann und der somit das rechte und linke Lateralostium repräsentiert. Diese lateralen Ostien schließen sich niemals vollständig und lassen ein teilweises Zurückströmen des Blutes in die Leibeshöhle zu. Die Innenfläche der vorderen Kammer und die Außenfläche der hinteren Kammer bilden das Taschenventil zur Regulierung des Blutlaufs von Kammer zu Kammer. Die hinterste Kammer endet blind (Poletajewa 1886). Denselben Bau zeigt das Herz der *Cimbex*-Larve, nur besteht es aus 10 Kammern und entbehrt der Aorta, weil sich die vordere Kammer unmittelbar in den Kopf öffnet (Poletajewa).

Bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. ist das Herz stark verkürzt und liegt im 10. Segmente; es besitzt nur ein rechtes und ein linkes Lateralostium und setzt sich nach vorn in eine sehr lange Aorta fort. Diese erhält vom vierten Segmente ab einen besonderen pulsierenden Abschnitt, der durch eine etwas verengte Öffnung mit dem nicht pulsierenden Aortenabschnitt kommuniziert und im Kopfe endet. Ferner entspringt auch vom hinteren Herzende ein kontraktiler Schlauch, welcher das 10. Segment durchsetzt und an der Wurzel des Atemrohres endet. In dieser hinteren Aorta fließt das Blut von vorn nach hinten

(siehe Pfeilrichtung in Fig. 278). Man kann vermuten, daß dieser von Grobben (1875) beschriebene eigenartige Herzbau einerseits durch die Atemröhre, andererseits auch durch die Tracheenkiemen bedingt sei. Der hintere Blutstrom muß in die lange Atemröhre eingetrieben werden (s. pulsierende Ampullen und hintere Arterien der Ephemeriden) und die Tracheenkiemen durchfließen. Dies würde, wenn die hintere Aorta nicht entwickelt wäre, durch die Pulsation des Herzens allein nicht ermöglicht werden können. So kommt der doppelte Kreislauf zustande, welcher in ähnlicher Form bei den Ephemeriden wiederkehrt. —

Schon Wedel (1855) unterscheidet bei *Menopon pallidum* Nitzsch das eigentliche Herz als kurzen hinteren kontrak-

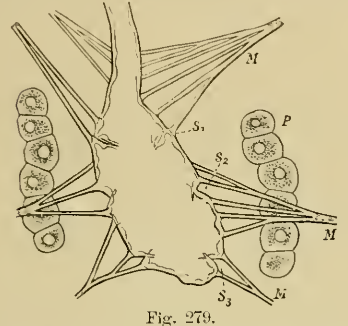


Fig. 279.

Herz von *Nirmus*. Vergr. (Fulmek 1905.)

S_1—S_3 die 3 Ostienpaare. *M* Herzsuspensorien (quergestreifte Muskeln). *P* Reihe von 6 großen Zellen (Große „Fettkörperwülste").

tilen und die vordere lange Aorta als gefäßartigen Abschnitt des Rückengefäßes. Ebenso fand Kramer (1869) bei *Lipeurus jejunus* Nitzsch und Fulmek (1905) bei vielen Mallophagen (*Lipeurus baculus* Nitzsch, *Goniocotes compar* Nitzsch, *Trichodectes subrostratus* Nitzsch, *Gyropus gracilis* Nitzsch und *Nirmus*) das Herz sehr verkürzt und topographisch auf die hintere Abdominalregion beschränkt. Nur dieser Abschnitt des Rückengefäßes ist mit Ostien versehen und stellt den propulsatorischen Apparat dar. Das an der Grenze des 7. und 8. Abdominalsegmentes gelegene Herz von *Nirmus* zeigt

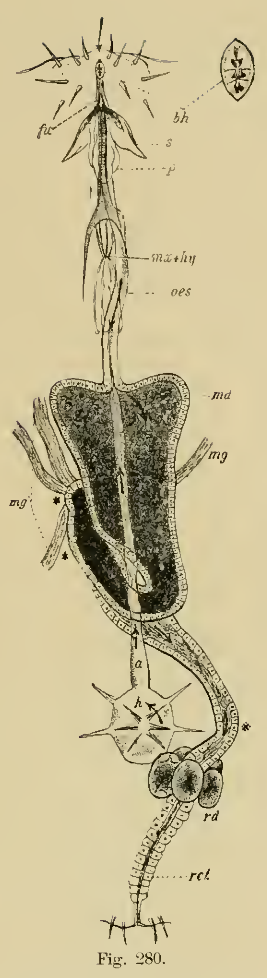


Fig. 280.

Rückengefäß und Darm von *Haematopinus spinulosus* Burm. Vergr. (Provazek 1905.)

bh Bohrstachelscheide. *fu* Fultura. *s* Stütze der Scheide. *p* Saugvorrichtung. *mx* Maxille. *hy* Hypopharynx. *oes* Ösophagus. *md* Mitteldarm. *rd* Rectaldrüsen. *rct* Rectum. *mg* Vasa malpighii. *h* Herz. *a* Aorta.

drei Spaltenpaare, jederseits drei Paare quergestreifter mehrköpfiger Flügelmuskeln und rechts und links eine Reihe von 6 großen Pericardialzellen (Fig. 279). Bei *Lipeurus baculus* Nitzsch liegt das Herz stets asymmetrisch, nach links verschoben im 7. Abdominalsegment und besitzt ebenfalls 3 Ostienpaare, während bei den übrigen genannten Arten nur 2 Ostienpaare entwickelt sind. Das Herz ist hinten blind geschlossen.

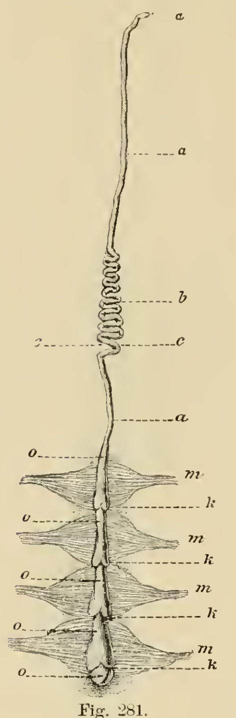


Fig. 281.
Herz und Aorta von *Apis mellifica* L. Vergr. (Pissarew 1898.)
a Aorta. *b* Windungen der Aorta. *c* Hülle. *k* Klappen. *m* Muskeln. *o* Abteilungen des Rückengefäßes.

Auch bei den Physopoden ist der Herzabschnitt des Rückengefäßes sehr kurz. Er liegt im 8. Abdominalsegment und besitzt ungefähr dessen Länge, welche die Breite (des Herzens) nur wenig übertrifft. Die lange dünne Aorta läßt sich bis in den Thorax verfolgen (Jordan 1888). Ebenso ist bei den Psociden und Pediculiden (*Haematopinus spinulosus* Burm.) das Herz stark verkürzt und die Aorta entsprechend lang. Bei *Haematopinus* besitzt es drei Spaltenpaare. Die lange Aorta erscheint zylindrisch und nur segmental ein wenig aufgetrieben (Fig. 280); Provazek 1905.

Die Aorta.

In den meisten Fällen setzt sich das Herz vorn in einen gefäßartigen, gewöhnlich nicht pulsierenden, ostienlosen Abschnitt fort, die Aorta, welche übrigens bei manchen Insekten fehlen soll (*Cimbex*-Larve). Sie bleibt entweder einfach, oder es kommt zu Komplikationen, die wir weiterhin noch kennen lernen werden. Über die vordere Endigung der Aorta, welche das Blut des Herzens an den Leibeshöhlenraum des Kopfes abgibt, gehen die Berichte auseinander, und es ist nicht wahrscheinlich, daß sie sich bei allen Hexapoden übereinstimmend verhält. Die Aorta ist in vielen Fällen um so länger, je kürzer das Herz ist (Mallophagen, Psociden, Physopoden, Pediculiden), kann aber auch durch Windungen eine beträchtliche sekundäre Verlängerung erfahren, unabhängig von der Länge des Herzens (Lepidoptera, Hymenoptera pr. p.).

Bei den Mallophagen scheint die ziemlich scharf abgesetzte Aorta im Kopfe zu endigen. Bemerkenswert ist, daß ihr hinterer Abschnitt bis zum Thorax noch selbständig pulsiert (eine Pulsation der Aorta auf zwei Pulsationen des Herzens), der vordere dagegen nicht (Fulmek 1905).

Nach Pissarev (1898) beschreibt die Aorta von *Apis mellifica* L. 18 Schlangenwindungen (Fig. 281). Die Bedeutung dieses Verhaltens sieht Arnhart (1906) in folgendem: bei der Systole hat das Blut nur den Weg durch die Aorta offen und kann den durch ihre Schlangenwindungen bedingten Widerstand überwinden. Bei der Diastole könnte

die Füllung des Herzens mit Blut durch die Ostien und durch die Aorta stattfinden; da aber der Widerstand in der Aorta größer ist, tritt das Blut nur durch die Ostien ein. Somit verhindern die Schlangenwindungen die Rückkehr des zum Gehirn geströmten Blutes ins Herz. Die Klappe ist hier durch die spezielle Form ersetzt, welche die Aorta angenommen hat. Im Herzen selbst regulieren die Klappen bei der kontinuierlichen Kontraktion des Herzens von hinten nach vorn den Blutstrom derart, daß aus keiner vorhergehenden Kammer Blut in die folgende zurückfließen kann.

Bei *Megachile bombycina* Rad. ist jedes Lateralostium von vier Lippen begrenzt, zwei vorderen, welche sich zur Bildung einer Klappe miteinander vereinigen, und zwei hinteren, welche frei bleiben (Fig. 282).

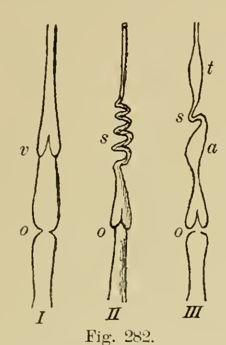


Fig. 282.

Schema des Herzens und der Aorta: I der Larve von *Chironomus*, II von *Apis mellifica* L., III von *Megachile bombycina* Rad. (Popovici-Baznosanu 1910.)

v Klappe. *o* Ostien. *s* Aortenwindungen. *t* thorakale Ampulle. *a* abdominale Ampulle.

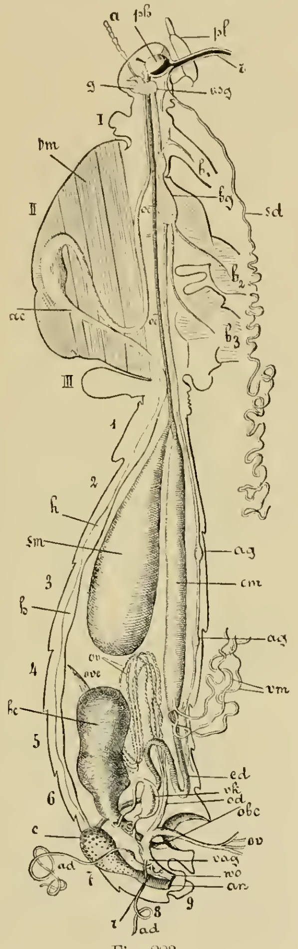


Fig. 283.

Erklärung zu Fig. 283.

Anatomie eines Schmetterlings (*Danais archippus* F. ♀. Vergr. (Nach Burgess aus Henneguy 1904.)

a Antenne. *ph* Pharynx. *pl* Palpus labialis. *t* Rüssel. *g* Gehirn. *usg* Unterschlundganglion. *I—III* erstes bis drittes Thoraxsegment. b_1, b_2, b_3 die Coxen der 3 Beinpaare. *bm* Muskeln. *ac* Aorta cephalica. *oe* Ösophagus. *bg* thorakale Ganglienmasse. *sd* Speicheldrüse einer Seite (die andere kurz vor ihrer Mündung abgeschnitten). *1—9* die Abdominalsegmente. *h* Herz. *sm* Kropf. *cm* Mitteldarm. *ag* abdominale Ganglienknoten. *ed* Dünndarm. *c* Blinddarm *r* Rectum. *vm* Vasa malpighii. *ov* Ovarialstränge der linken Seite (die der rechten abgeschnitten). *ovc* distale Enden der Ovarialstränge. *bc* Barsa copulatrix. *obc* deren gesonderte Ausmündung. *od* Ovidukt. *vag* Vagina. *wo* Genitalöffnung. *ad* Anhangsdrüsen, teilweise abgeschnitten. *Vk* Verbindungskanal zwischen Vagina und Bursa copulatrix. *an* After.

Im ersten Abdominalsegment geht das Herz in die Aorta über, welche bei ihrem Eintritt in den Thorax zwei Ampullen aufweist, eine noch im Abdomen gelegene und eine thorakale. Zwischen beiden Ampullen beschreibt die hier schwachkalibrige Aorta einen Bogen (Fig. 282), der vielleicht dieselbe Bedeutung hat, wie die Schlangenwindungen der Bienenaorta. Die Ampullen sind als propulsatorische Apparate tätig (Popovici-Baznosanu 1909-10).

Ein besonderes Verhalten der Aorta ist ferner von den Lepidopteren bekannt geworden. Sie beschreibt im Thorax eine starke Krümmung dorsalwärts und erweitert sich zwischen dem hinteren auf- und dem vorderen absteigenden Schenkel zu einem ziemlich großen Blutraum (Fig. 283).

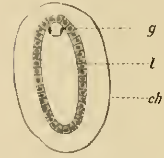
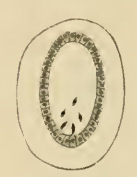


Fig. 284.
Querschnitt durch die mittlere Schwanzborste von *Cloëon dipterum* L. (Larve). Vergr. (Popovici-Baznosanu 1905.)
g Schwanzborstengefäß. *l* Leibeshöhle der Borste. *ch* Chitin.

Zimmermann (1880) beobachtete an der dorsalen Wand des Rückengefäßes der Larve von *Cloëon dipterum* L. im Mesothorax eine Blase, welche nach Popovici-Baznosanu eine vorübergehende Erweiterung des Herzlumens darstellt, verursacht durch den starken Blutdruck in diesem Abschnitt. Ähnliche blasige Anschwellungen sah der letzterwähnte Autor auch bei jungen Individuen von *Blatta germanica* L. als vorübergehende Erscheinungen. Drenkelfort (1910) findet bei *Siphlurus lacustris* Etn. im Meso- und Metathorax je eine mit Blut gefüllte Aussackung der vorderen Aorta, welche der Larve und Imago eigen sind, und glaubt sie als pulsierende Ampullen (Flügelherzen) ansehen zu müssen, welche das Blut in die Flügel treiben. Am besten meint er, sei diese Ansicht dadurch gestützt, „daß bei *Cloë*, die nur das vordere Flügelpaar besitzt, sich nur eine Aussackung (im Mesothorax), bei *Siphlurus lacustris* Etn. dagegen, die zwei Flügelpaare besitzt, auch zwei Aussackungen vorfinden, und daß diese Aussackungen bei letzterer hinsichtlich ihrer Größe sich genau zu einander verhalten wie die Vorderflügel zu den Hinterflügeln."


Fig. 285.
Lateralborste der Larve von *Cloëon dipterum* L. im Querschnitt. (Popovici-Baznosanu 1905.)

Hintere Arterien.

Die schon seit längerer Zeit bekannte Blutzirkulation in den Schwanzborsten der Ephemeridenlarven wurde von Zimmermann (1880) und Creutzburg (1885) näher untersucht. Nach ihren Befunden an *Cloëon dipterum* L. erweitern sich die Blutkanäle der Schwanzborsten, welche als selbständige Gefäße (Zimmermann 1880) in der mittleren Borste der Dorsalwand, in den Seitenborsten der Ventralwand (Fig. 284, 285) anliegen (Popovici-Baznosanu), im letzten Abdominalsegmente zu einer birnenförmigen Kammer, welche mit dem Rückengefäß in direkter Verbindung steht und von diesem bei der Systole einen Teil der im hinteren Herzende befindlichen Blutmasse erhält, um sie durch selbständige Pulsationen in die Schwanzborstengefäße zu treiben (Fig. 286). In diesen fließt also das Blut von vorn nach hinten, während es im Rückengefäß wie bei allen Insekten von hinten nach vorn strömt. Der selbständig pulsierende Abschnitt hätte nach

Creutzburg (gegen Verloren) keine Kommunikation mit der Leibeshöhle. An seinem vorderen Ende ist ein Klappenapparat entwickelt, der „aus zwei der Symmetrieebene des Tieres parallelen Membranen, welche als Fortsätze des Rückengefäßes nach hinten gerichtet und an einer Einstülpung des Gefäßes befestigt sind", besteht. Die Klappen legen sich bei der Diastole zusammen und verhindern ein Strömen des Blutes nach vorn, lassen es aber bei der Systole in die Schwanzgefäße (nach hinten) fließen. Aus diesen tritt es durch langovale Seitenöffnungen und durch eine terminale Öffnung in den circumvaskulären Leibeshöhlenraum der Schwanzborste ein und fließt in diesem von hinten nach vorn (Zimmermann). — Physiologisch dürfte diese Vorrichtung, welche in einfacher Weise die Richtung des Blutstromes umkehrt, dieselbe Bedeutung für die Schwanzborsten haben, wie die kontraktilen Ampullen im Kopfe der Orthopteren für die Antennen, nämlich die ausreichende Versorgung dieser langen englumigen Körperanhänge mit Blut. Bei den Ephemeriden könnte auch an eine respiratorische Funktion der Schwanzborsten gedacht werden (Zimmermann), die aber doch wohl nur sekundär und in geringem Grade für die Larve, keineswegs aber für die Imago in Frage kommt. Übrigens konstatierte Zimmermann die Schwanzborstengefäße auch bei anderen Ephemeridenarten, mit Sicherheit jedoch nur bei den Larven. — Auch Popovici-Baznosanu (1906) stellte das Vorhandensein der Caudalgefäße bei verschiedenen Ephemeridenlarven (*Tricorythus*, *Baëtis* usw.) fest und konnte es auch für die Imagines nachweisen. Diese Gefäße sind also keine ausschließlich larvalen Organe. Zugleich zeigt ihr Vorhandensein bei der Imago, daß sie wesentlich im Dienste der Ernährung der Caudalanhänge stehen und somit auch bei der Larve für die Atmung nur accessorisch in Betracht kommen können.

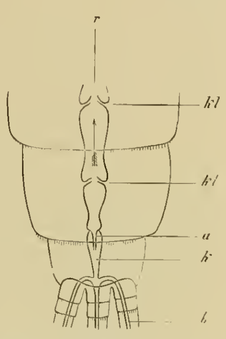


Fig. 286.
Die drei letzten Abdominalsegmente von *Cloëon dipterum* L. mit den Basalteilen der drei Schwanzborsten. (Zimmermann 1880.)
r Rückengefäß. *kl* Ostien *k* letzte Kammer mit ihrer Klappe. (*a*) *b* Schwanzborstengefäß.

Histiologischer Aufbau des Rückengefäßes.

Die Wand des Insektenherzens ist auffallend dünn und setzt sich aus einer rechten und linken Reihe symmetrisch angeordneter Muskelzellen zusammen, welche sich in der Sagittalebene dorsal und ventral mit einander in Verbindung setzen (Bergh 1902). Die Muskelwand (sogen. „Media") kann außen von einer bindegewebigen Hülle, der Adventitia, umschlossen sein, welche nach Graber (1872) bei Heuschrecken und Käfern sowie bei gewissen Apiden eine elastische Struktur besitzt. Nach Bergh (1902), bestätigt durch Zawarzin (1911), besteht sie aus einem Bindegewebe mit meist spindelförmigen Zellen, deren längliche Kerne mit ihrer Achse der Gefäßwand parallel liegen. Bei sehr kleinen Insekten pflegt die Adventitia zu fehlen. — Eine endotheliale Auskleidung fehlt dem Insektenherzen ebenso wie eine Intima,

welche, wo sie vorhanden zu sein scheint, dem Sarcolemma der Wandmuskelzellen entspricht (Verson 1908).

Die Wandmuskelzellen können ein sehr verschiedenes Aussehen haben, und ihr cytologischer Bau variiert sehr stark. „Bei ganz kleinen Larven können es einfache kontraktile Zellen ohne irgendwelche Differenzierung von Muskelfasern sein (Protoplasmakontraktilität), oder es können in jeder Zelle eine Anzahl ziemlich weit voneinander getrennter, glatter Primitivzylinder (= Fibrillenbündel oder Muskelsäulchen) zur Entwicklung kommen. Bei größeren Formen ist die kontraktile Substanz mehr oder weniger ausgesprochen quergestreift. Entweder sind nun hier die Primitivzylinder (wie bei den Larven von *Stratiomys* und *Rhagium*) weit voneinander getrennt, und die Zellen enthalten dann oft jede nur einen einzigen großen runden Kern (sodaß sie habituell stark vom Typus der quergestreiften Muskelzellen abweichen: dabei sind sie auch oft stark abgeplattet und dünn); oder die Primitivzylinder sind in dichterer Anordnung vorhanden, und die dünnen abgeplatteten Zellen enthalten zahlreiche Kerne (*Aeschna* und verwandte Formen, Fig. 287); oder es präsentieren sich die Zellen als echte dicke quergestreifte Muskelprimitivbündel mit zahlreichen länglichen Kernen (= Myen. Zus. d. Verf.) und dicht gestellten Primitivzylindern (*Dytiscus*)"; Bergh (1902).

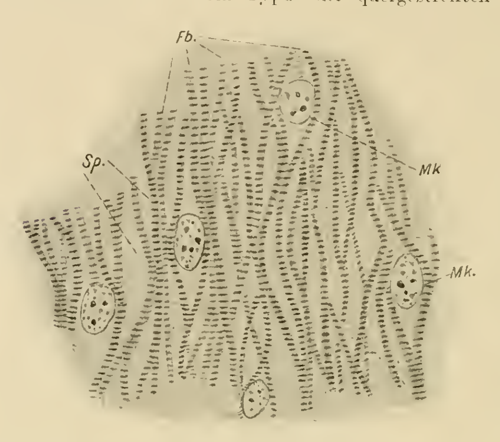


Fig. 287.

Flachschnitt durch das Herz einer Larve von *Aeschna* auf der Höhe der Muscularis. Vergr. 1100 : 1. (Zawarzin 1911.)
Fb Myofibrillenbündel. *Sp* Sarcoplasma. *Mk* Kerne.

Zawarzin (1911) brachte bei der *Aeschna*-Larve die dorsale und ventrale Grenzlinie, in welcher die rechte und linke Herzwand einander berühren, durch Anwendung von Methylenblau zur Anschauung. Diese Grenzlinien verlaufen nicht gestreckt, sondern im Zickzack (Fig. 288), und beide stehen durch alternierende Quernähte mit einander in Verbindung. Die Nähte erstrecken sich nur von der „Intima" (= inneres Sarcolemma) bis zu der äußeren (Sarcolemma-) Membran, welche die Muscularis von der Adventitia trennt, und grenzen, was auch Bergh schon annahm, die einzelnen Muskeleinheiten der Herzwand von einander ab.

Innervation des Herzens.

Das Herz wird vom sympathischen Nervensystem und der Bauchkette aus innerviert (s. Nervensystem). Über die Verteilung der Nerven am Herzen, über welche nur wenige Angaben vorliegen, macht neuerdings Zawarzin (1911) wertvolle Mitteilungen. Nach seiner Darstellung verlaufen seitlich am Herzen zwei Nervenstämmchen, die aus etwa 10 marklosen Nervenfasern bestehen und in ihrem ganzen Verlaufe große, mehr oder minder spindelförmige Varikositäten aufweisen, in welchen das Fibrillennetz häufig gut hervortritt. Diese beiden Herznerven entspringen wahrscheinlich aus den Herzganglien des Mundmagennervensystems und erstrekken sich bis zur letzten „Kammer", wo sie starke Äste an die Flügel-(Fächer-)Muskeln abgeben. Im Bereiche des Herzens treten in die Herznerven feinste Nerven ein, welche aus den die intersegmentalen Muskeln versorgenden, den Ganglien der Bauchkette entspringenden motorischen Nerven stammen und aus 3—4 marklosen Fäserchen bestehen. Bei ihrem Eintritt in den Herznerven verzweigen sie sich T-förmig, und die Teilungsstelle markiert sich durch eine dreieckige variköse Verdickung. Bei *Cordulia aenea* L., *Periplaneta americana* L. und *Gryllus domesticus* L. sind die paarweise eintretenden Seitennerven segmental angeordnet. Bisweilen geben sie vor ihrer Eintrittsstelle in die Herznerven Endverzweigungen an die Herzmuskeln ab.

Die motorischen Endverzweigungen des Herzens stammen aus den Seitennerven und liegen nach innen von der Adventitia direkt auf den Muskelzellen. Die Ostiumorgane (vgl. Pericardialzellen) werden von den Herznerven mit Endverzweigungen versorgt; drei Fasern treten an jedes Organ heran, von welchen eine wahrscheinlich motorischen Charakter hat. Die Nerven des Septums entspringen von den motorischen Nerven, die in das Herz eintreten, sowie von den motorischen Nerven der intersegmentalen Muskeln. Die Flügelmuskeln werden jedesmal von zwei aus den Herznerven entspringenden Zweigen versorgt. — Ganglienzellen und -knoten fehlen im Bereiche des Herzens vollständig.

Fig. 288.
Herz einer *Aeschna*-Larve. Vergr. 60:1. (Zawarzin 1911.)
Ln Längsnähte. *Qn* Quernähte.

2. Diaphragmata und Blutbahnen der Leibeshöhle.

Für eine größere Anzahl von Insekten ist ein Pericardialseptum nachgewiesen worden, d. h. eine dorsale quere Membran, durch welche das Rückengefäß ventral untergriffen und seitlich rechts und links an der Körperwand befestigt wird. Der Dorsalseite dieses Septums gehören die sogen. Flügel- oder Fächermuskeln an, welche, an der seitlichen Körperwand entspringend, sich ventral vom Herzen miteinander in Verbindung setzen. Graber (1872) stellt eine direkte Verbindung des Rückengefäßes mit dem Pericardialseptum in Abrede, konstatiert aber eine indirekte Verbindung durch Vermittlung von feinen Fibrillen elastischer Natur, welche an der Adventitia des Herzens endigen. Vosseler (1891) faßt Graber's Bindegewebsfibrillen als Muskelfasern auf, welche an die Herzwand herantretend die Diastole aktiv mit bedingen sollen. Neuerdings bestätigt wieder Popovici-Baznosanu (1905) Graber's Befunde und weist die bindegewebige („elastische") Natur der fraglichen Fibrillen nach. Sie bilden Netze im Pericardialseptum und gehen in die Herzadventitia über, welche aus netzartig verschlungenen Fibrillen zusammengesetzt ist. Die elastischen Fibrillen gehen von der Körperwand aus (gegen Graber, der sie von der Oberfläche der Muskelfasern abtreten läßt) und (Fig. 289) spielen eine passive Rolle, indem sie bei der Diastole die Erweiterung des Herzlumens erleichtern. Die Fächermuskeln sind bei der *Chironomus*-Larve nur sehr schwach entwickelt; bei der *Tanypus*-Larve entspringen sie nach Popovici-Baznosanu an den Tracheen, nicht an der Körperwand, ein Verhalten, das auch Weismann (1864) schon bei anderen Dipteren feststellen konnte. — Pérez (1908) fand bei den Muscidenlarven ebenfalls das Herz vollständig von einem elastischen Fasernetz umhüllt, welches namentlich in der hinteren Region entwickelt ist. Es zeichnet sich durch seine Affinität zu Kernfarbstoffen aus und entsendet von Strecke zu Strecke stärkere Fasern, welche sich auf ihrem Wege verzweigen oder miteinander in Verbindung treten können und sich z. T. direkt an das Integument ansetzen, z. T. bei längerer Streckung auf

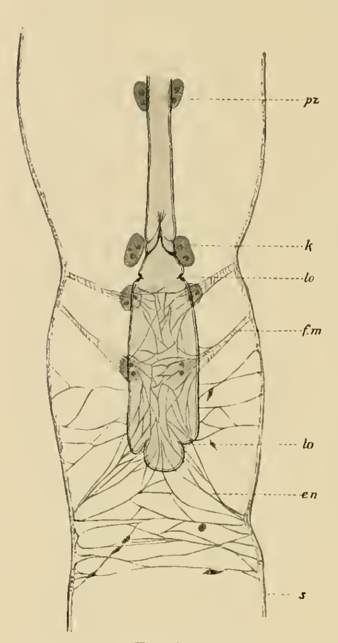


Fig. 289.
Hinterer Körperteil der Larve von *Chironomus dorsalis* Meig., vergr. (Popovici-Baznosanu 1905.)

pz Pericardialzellen. *k* Klappe. *lo* Lateralostien. *fm* Fächermuskel. *to* Terminalostien. *s* Körpersegment. *en* elastisches Netz.

ihrem Wege eine große Pericardialzelle mit ihren Fibrillen netzartig umstricken, um jenseits der Zelle wieder als einheitliche Stränge zu Sehnen intervisceraler Muskeln zu werden, welche sich mit ihrem anderen Ende an Tracheen oder an den Enddarm ansetzen. — Bei der *Aeschna*-Larve wird der hintere Abschnitt des Septums durch die Flügelmuskeln und das mit ihnen verbundene „elastische Pericardium" gebildet. Die Flügelmuskeln bestehen hier aus typisch quergestreiften Fasern, welche an der Hautdecke beginnend in die sogen. elastischen Sehnen übergehen, welche, sich verzweigend, das „elastische Fasernetz" zusammensetzen (Fig. 290). Im vorderen (ostienlosen) Herzabschnitt enthält das Septum nur wenige Muskelzellen, die am Herzen in Sehnen übergehen. Diese Sehnen („elastische Fasern") hält Zawarzin (1911) für chitinös. — Das Pericardialseptum der *Cimbex*-Larve stellt eine Lamelle dar, welche in ihrer ventral vom Herzen gelegenen Partie äußerst zart bleibt und seitliche Muskelfasern zur Haut entsendet. Die Muskelfasern konvergieren hier nicht und bilden somit keine dreieckigen Flügelmuskeln, wie sie für viele andere Insekten charakteristisch sind; sie verlaufen vielmehr einander nahezu parallel und bilden eine zusammenhängende rechteckige Platte.

Fig. 290.
Übergangsstelle eines Flügelmuskels (der nur z. T. dargestellt ist) in das sogen. elastische Netz *Aeschna*-Larve. Vergr. 525 : 1. (Zawarzin 1911.)
Flglm Fasern eines Flügelmuskels. *Es* elastisches Sehnengewebe Graber's. *Efn* elastisches Fasernetz (Graber's).

Hinsichtlich der Funktion des Pericardialdiaphragmas gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Die älteren Anatomen

glaubten seine Aufgabe darin sehen zu müssen, daß es die Diastole des Herzens bewirke oder unterstütze und zugleich als Suspensorium des Rückengefäßes an der Leibeswand diene. Diese Auffassung bekämpft Graber (1872) und stellt die Hypothese auf, der Druck des gespannten Diaphragmas presse das Blut aus dem subcordalen (circumintestinalen) Leibeshöhlenraum in den supracordalen Pericardialraum, aus welchem es in das Herz fließe. Demgegenüber meint Vosseler (1891), daß den Fächermuskeln mindestens eine dreifache Aufgabe zufalle: die Erweiterung des Herzens, die Beförderung der Atmung im Pericardialraum, die bessere Ernährung der Pericardialzellen; unwesentlich sei ihre Tätigkeit bei dem Transport des Blutes aus dem visceralen Leibeshöhlenraum in den Pericardialraum.

Nach Popovici-Baznosanu (1905) haben die Fächer- oder Flügelmuskeln mit der Diastole des Herzens nichts zu tun; dieses pulsiert normal weiter, wenn sie durchschnitten worden sind (*Cybister, Dytiscus, Melolontha, Hydrophilus*), ja das vollständig isolierte Herz pulsiert noch in physiologischer Kochsalzlösung. Popovici-Baznosanu betrachtet das Pericardialseptum und die Fächermuskeln als Stützapparate für die Pericardialzellen; ferner bewirke das Diaphragma den Eintritt des Blutes in den Pericardialsinus. Seine Bewegungen und die Herzpulsationen sind zwar synchronisch, übrigens aber von einander unabhängig.

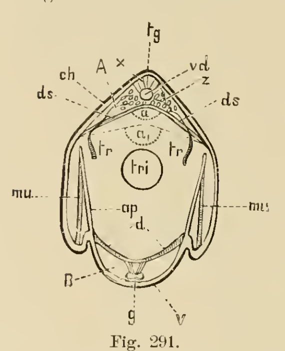


Fig. 291.
Querschnitt durch das Abdomen eines Acridiiden, vergr. (nach Graber aus Henneguy).

tg Dorsalregion. *v* Ventralregion. *A* dorsaler Blutsinus. *z* Pericardialzellen. *tr* Tracheen. *vd* Rückengefäß. *x* Suspensorien des Herzens. *ds* Diaphragma zwischen dem Dorsalsinus und der Leibeshöhle. *a*, a_1 dessen verschiedene Stellung während der Erweiterung und Verengerung des Dorsalsinus. *B* ventraler Blutsinus. *d* sein Diaphragma. *g* Ganglienkette. *ap* Apodemata zum Ansatz der Muskeln (*mu*), die bei der Respiration das Abdomen ausdehnen.

Blutbahnen.

Die Blutbahnen zwischen den Organen der Leibeshöhle werden durch die Lücken der zwischen diesen Organen einerseits und durch besondere Diaphragmata andererseits bestimmt. Man kann (mit Graber) einen dorsalen Pericardialsinus, einen medianen Circumintestinalsinus und einen ventralen Perineuralsinus unterscheiden. Diese drei Räume werden voneinander durch zwei horizontale Septen geschieden, deren dorsales, das schon besprochene Pericardialseptum, den Herzraum (Pericardialsinus, Fig. 291) von dem Leibeshöhlenraum sondert, der den Darm und die Genitalorgane enthält (Circumintestinal- oder Perivisceralsinus, Subcordalsinus), während das ventrale Septum (Hyperneuralseptum) den Darmsinus von dem ventralen Raume trennt, welchen die Nervenkette durchzieht (Perineuralsinus).

Die Diaphragmata sind nicht bei allen Insekten gleich ausgebildet. Das ventrale soll z. B. den Mallophagen fehlen (Fulmek 1909). Bei den Orthopteren bilden sie vollständige undurchbohrte Membranen, bei anderen Insekten sind sie von mehr oder minder weiten Lücken durchbrochen, durch welche hindurch eine Mischung des Blutes der drei Leibeshöhlenräume stattfinden kann, während bei den Orthopteren

(siehe unten) nur vorn und hinten eine Kommunikation der drei Sinus besteht (Kowalewsky 1894). Daß übrigens das Blut direkt aus der circumintestinalen Leibeshöhle in das Herzlumen gelangen kann, läßt schon die von Kowalewsky bei Acridiiden und Locustiden nachgewiesene, sehr merkwürdige Tatsache vermuten, daß sogar ein Malpighisches Gefäß in das Herzlumen eindringt und diesem normalerweise z. T. angehört.

Bei der Larve von *Cloëon dipterum* L. ist der Pericardialsinus dorsal von einer subkutanen Fettschicht begrenzt, welche sich seitwärts bogenförmig ausbreitet und sich mit ihren freien Schenkeln auf den Darm zu stützen scheint. Ein ähnlicher Fettkörperbogen umschließt den ventralen (Perineural-) Sinus, welcher dorsalwärts von einem die Nervenkette überspannenden muskulösen Diaphragma überlagert wird, das sich an Einbuchtungen der Seitenwände des Körpers ansetzt. Ähnliche longitudinale Einbuchtungen fand Graber (1876) rechts und links von der Medianlinie bei *Acridium*. Das Diaphragma (Fig. 292) ist keine zusammenhängende Membran, sondern wird von einzelnen Bändern gebildet, die wahrscheinlich, wie nach Graber bei den Odonaten, durch Bindegewebe verbunden sind (Popovici-Baznosanu).

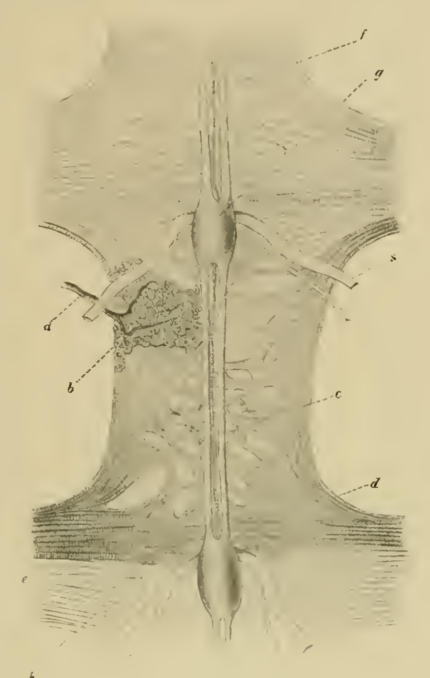


Fig. 292.
Zwei Metameren des Diaphragmas von *Libellula depressa* L., Ventralansicht. Vergr. (Graber 1876.)
e flügelartige Muskelbündel. *c* retikuläres Bindegewebe. *a* Trachee. *b* Corpus adiposum. *g* Ganglion. *s* peripherischer Nerv. *f* sympathischer Nervenstrang.

Das ventrale Diaphragma ist im Zustande der Ruhe ventralwärts vorgewölbt, im Kontraktionszustande seiner Muskeln horizontal gespannt. Die Spannung erweitert den Perineuralsinus und veranlaßt den Eintritt des Blutes in ihn. In seinem Zusammenwirken mit dem Dorsalgefäß könnte der Ventralsinus wohl einen ziemlich regelmäßigen Kreislauf der Haemolymphe herbeiführen (Graber 1876). — Bei der Larve von *Cloëon dipterum* L. ist das Diaphragma (Fig. 293) in der Ruhe dorsalwärts gewölbt und aktiv horizontal gespannt, drückt also während seiner Anspannung auf den Perineuralsinus und kann so einen von

vorn nach hinten gerichteten Blutstrom bewirken (Popovici-Baznosanu). — Unterstützt wird die Blutbewegung ferner durch die Peristaltik des Darms und die Kontraktion der Körpermuskulatur.

Kowalewsky (1894) fand bei den Locustiden, daß der Pericardialsinus nur hinten und vorn mit der Leibeshöhle kommuniziere, weil das Diaphragma keine anderen Durchbrechungen besitzt. Fünf abdominale Herzkammern sollen direkt durch besondere cardiocoelomiale Öffnungen mit der circumintestinalen Leibeshöhle in Verbindung stehen, welche an der Ventralseite des Diaphragmas an der Spitze spongiöser Hügelchen stehen. Außer diesen besitze jede Kammer noch ihre lateralen (cardiopericardialen) Ostien, welche das Herzlumen mit der Pericardialhöhle in Verbindung setzen. Bei den Acridiiden setzen sich die cardiocoelomialen Öffnungen in Tuben fort, welche in die Visceralhöhle münden.

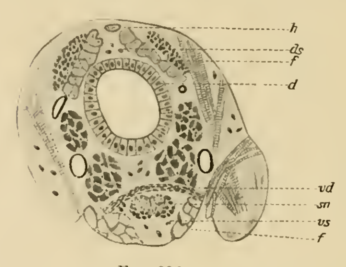


Fig. 293.
Querschnitt durch den Körper der Larve von *Cloëon dipterum* L., vergr. (Popovici-Baznosanu 1905.)
h Herz. *ds* Dorsalsinus. *f* Fettgewebe. *d* Darm. *vd* Ventraldiaphragma. *sn* Ganglienkette. *vs* Ventralsinus.

Pulsierende Ampullen.

Bei *Periplaneta orientalis* L. finden sich unmittelbar unter der Kopfcuticula in „der Stirngegend zwei medianwärts von der Antennenbasis vollkommen symmetrisch gelegene, stark konvexe, linsenförmige Säckchen (Fig. 294 *A*), welche als selbständige propulsatorische Organe für den Blutkreislauf in den Antennen dienen. — Aus der inneren Wand eines jeden dieser ampullenartigen Organe entspringt oben dicht an der Antennenbasis ein starkes Blutgefäß (*v*), welches erst im Kopfe selbst zwischen Ampulle und Ocellus (*o*) einige schleifenartige Windungen beschreibt und darauf seinen Weg in die Antenne nimmt, um letztere bis ans äußerste Ende zu durchlaufen". In der Antenne ist es größtenteils am Epiderm befestigt und trägt an seinem Ende eine kleine Öffnung. Die Höhle der Ampulle kommuniziert nicht mit dem Rückengefäß, sondern mit dem Blutraum unter dem Gehirn, in welchen hinten die Aorta ihr Blut ergießt. Die Kommunikationsöffnung, welche durch eine Klappe verlegt wird, läßt das Blut nur in die Ampulle ein-, nicht austreten. Beide Ampullen sind durch einen vor dem Gehirn

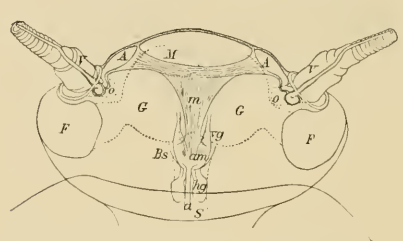


Fig. 294.
Schematische Gesamtdarstellung des Zirkulationsapparates im Kopfe von *Periplaneta orientalis* L. (Pawlowa 1894.)
A Ampulle. *V* Antennalgefäß. *M* Hauptmuskelstrang. *m* Muskelband. *B* Wand des Blutsinus. *am* Aortenmündung. *vg* vordere Eingeweideganglien. *hg* hintere Eingeweideganglien. *F* Facettenaugen. *o* Ocellus. *G* Gehirn. *S* Schlund. *a* Aorta.

verlaufenden queren Muskel (*M*) miteinander verbunden, welcher bei seiner Kontraktion die Diastole bewirkt. Die Wand der Ampullen besteht aus einer äußeren und einer inneren strukturlosen Membran, welche eine Muskelschicht zwischen sich fassen. Diese setzt sich aus dicht aneinandergelagerten spindelförmigen Zellen mit langen stäbchenförmigen Kernen zusammen; ihr fällt die Aufgabe zu, die Systole zu bewirken. Von den Bestandteilen der Gefäßwand (des Antennengefäßes) scheint nur die innere Membran in die Ampullenmembran (Intima) überzugehen. Die mittlere Schicht besteht in dem im Kopfe gelegenen Gefäßabschnitt aus hohen, einschichtig epithelial angeordneten, fast zylindrischen Zellen, welche sich in dem Gefäßabschnitt der Antennen stark abflachen. Die äußerste Gefäßschicht bildet einen das Gefäß locker umhüllenden Schlauch aus flachen endothelartigen Zellen, findet sich aber nur im Kopfteil, nicht im Antennenteil des Gefäßes. —

Das Blut fließt durch die distale Gefäßöffnung in den Leibeshöhlenraum der Antenne und tritt ferner, wie auch die Haemocyten, durch Löcher der Gefäßwand in den circumvasalen Sinus über. Diese rundlichen Öffnungen sind so eng, daß sie jedesmal nur ein Blutkörperchen durchlassen (Pawlowa 1895). — Diese pulsierenden Ampullen, welche den Zweck haben, den langen Antennen genügend Blut zuzuführen, eine Leistung, welche durch den vom Herzen allein bewegten Blutstrom bei der Länge des engen Antennenhohlraumes nicht vollbracht werden könnte, sind auch bei *Phyllodromia germanica* L., *Polyzosteria nitida* Br., *Locusta viridissima* L. und *L. cantans* Füssly, *Meconema varium* F., *Pachytilus migratorius* L. und *P. cinerascens* F. sowie bei *Stenobothrus* vorhanden. Das Volumen der Ampullen scheint von der Länge der Antennen abzuhängen (Pawlowa). —

Nach Henneguy (1904) fanden Behn (1835) und Locy (1884) pulsierende Organe in den Beinen der Hydrocores (*Nepa*, *Notonecta*, *Gerris*, *Corixa*, *Ranatra*) am Tibiofemoral- und Tibiotarsalgelenk.

Besondere Vorkehrungen, den Antennen genügend Blut zuzuführen, sind auch für die Lepidopteren (*Bombyx mori* L., *Syntomis phegea* L. *Macroglossa stellatarum* L.) bekannt geworden (Selvatico 1887). Die Aorta erweitert sich vor dem Gehirn zu einem geschlossenen Sack (Frontalsack), aus welchem rechts und links ein Antennengefäß entspringt. Die erweiterte Basis jedes dieser Gefäße enthält einen großen sphärischen Körper, welcher, durch besondere Fäden an der Wand befestigt, die Öffnung nach dem Frontalsack verschließen kann (Klappenvorrichtung?). — Selvatico fand übrigens, daß bei *Bombyx* [*Sericaria*] *mori* L. (Larve und Imago) der Nervus supraintestinalis streckenweise im Lumen der Aorta verläuft. — Die Antennenarterien sind bei der Raupe (*Sericaria mori* L.) noch nicht vorhanden, doch regelt schon bei der Puppe ein Längsseptum jeder Antenne den Blutlauf (Verson 1908).

3. Die Herztätigkeit.

Die Aufgabe des Herzens besteht darin, das Blut in beständiger Bewegung zu erhalten. Der propulsatorische Apparat zieht sich in der Richtung von hinten nach vorn zusammen und treibt in dieser Richtung das Blut vorwärts, das er aus der Leibeshöhle während der Diastole aufgenommen hat.

Bei der *Chironomus*- und *Tanypus*-Larve scheint jede Kontraktion nur eine Blutwelle in der ganzen Ausdehnung des Rückengefäßes hervorzurufen. Bei langsamer Pulsation (des ermüdeten Tieres) kann man zwei Kontraktionsphasen unterscheiden: die Kontraktion der Pelottengegend und die Kontraktion der Ostiengegend, welche peristaltisch von hinten nach vorn verlaufen. Das Maximum der Kontraktion liegt in der Gegend der Pelotten und führt zu deren gegenseitiger Berührung und zu deutlichen äußerlichen Einschnürungen der Herzwand. Bei jungen Tieren von *Blatta germanica* L. kontrahieren sich die Partien zwischen den Ostienpaaren stärker, und es entsteht während der Systole in jedem Segmente eine Ringfurche derjenigen Herzwandgegend, welche ihrer Lage nach der Pelottengegend von *Chironomus* entspricht. Das gleiche ergibt die Untersuchung von *Cybister Roeselii* Curtis (Popovici-Baznosanu).

Nach Popovici-Baznosanu (1909-10) wird die Diastole und Systole des Herzens von *Megachile* allein durch die muskulöse Herzwand bewirkt. Während der Diastole sind nur die hinteren Lippen der Lateralostien in Funktion, d. h. sie öffnen das Ostium zum Eintritt des Blutes, welches bei der Systole nach vorn getrieben wird. Bei der nächsten Diastole kann die Haemolymphe nicht zurückfließen, denn jetzt treten die vorderen Lippen in Tätigkeit, legen sich zusammen und verhindern das Zurückströmen, haben also die Funktion von Interventrikularklappen. In der abdominalen Erweiterung angelangt, wird das Blut in die thorakale Ampulle getrieben und sein Zurückströmen durch den engkalibrigen Bogen der Aorta gehindert. Die thorakale Ampulle pumpt dann das Blut in den Kopf. Das Diaphragma nimmt nicht an der Herzbewegung teil, sondern drückt das Blut aus dem zirkumintestinalen Sinus in den Pericardialsinus.

Die Anzahl der Herzpulsationen wird durch Bewegung und Wärme vermehrt. Dogiel (1877) beobachtete bei der ruhenden *Corethra*-Larve 12—18, bei dem beunruhigten Tiere dagegen bis 22 Kontraktionen in der Minute. Die ruhende Raupe und Imago von *Sphinx ligustri* L. zeigt 60—70 Kontraktionen in der Minute. Bei mäßiger Bewegung des Tieres zieht sich das Herz etwa 100 mal und bei schnellem Fluge 140 bis 150 mal zusammen (Newport 1839). Daß gesteigerte Temperatur die Herzschläge vermehrt, herabgesetzte sie verlangsamt, wurde wiederholt experimentell festgestellt. Ferner kann durch schwache elektrische und chemische Reize eine Beschleunigung und durch starke Reize derselben Art eine Verlangsamung der Herztätigkeit herbeigeführt werden (Dogiel 1877).

Die Herztätigkeit ist nicht in allen Entwicklungszuständen gleich intensiv. Suckow (nach Kolbe 1893) zählte bei der Raupe von *Lasiocampa pini* L. 30, bei der Puppe 18, bei der Imago 50—60 Pulsationen in der Minute.

4. Die Eigenwärme der Insekten.

Wenn in Zuständen der Erregung die Herztätigkeit und somit die Blutzirkulation sich steigert, wenn ferner eine lebhaftere Respiration und Muskeltätigkeit eintritt, so wird man erwarten dürfen, daß die im Körper des Insektes herrschende Temperatur ebenfalls eine Steigerung erfährt, welche von der Temperatur der Umgebung bis zu einem gewissen Grade unabhängig ist.

Die Insekten (Orthoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Hymenoptera) haben, wenn sie ruhen, dieselbe Temperatur wie ihre Umgebung (Isserlin 1902, Bachmetjew 1899). Bei dem ruhenden Insekt ist also die absolute Menge der gebildeten Wärme sowohl bei hoher, als auch bei niederer Temperatur der Umgebung zu gering, um die Körpertemperatur über die Umgebungstemperatur zu erhöhen. Messungen der Körpertemperatur bei energischer Bewegung ließen ein merkliches Steigen der Eigenwärme über die Umgebungswärme konstatieren, wie folgende Tabelle von Newport (1837) aus Winterstein's Handbuch (1910) zeigen möge, die sich auf *Cerura vinula* L. bezieht.

Tag	Zeit	Temperatur-Überschuß ° F.	Anmerkungen
1.	4⁰⁰ Uhr nachm.	0,2	1/2 Stunde nach dem Entpuppen.
	4³⁰ „ „	0,3	bewegt sich leicht
	5³⁰ „ „	0,6	etwas aufgeregt.
	6³⁰ „ „	1,2	etwas mehr aufgeregt.
2.	7³⁰ „ vorm.	1,0	ruhig während einiger Stunden, bewegt sich jetzt.
	7⁴⁵ „ „	2,5	beginnt, sich aufzuregen.
	8⁰⁰ „ „	3,7	starke Aufregung.
	10⁰⁰ „ „	2,2	während 2 Stunden ruhig, ist jetzt aufgeregt.
	2¹⁵ „ „	1,1	ruhig während einiger Stunden.
	2²⁰ „ „	5,0	sehr stark aufgeregt.
	2³⁰ „ „	6,6	außerordentlich stark aufgeregt wie bei schnellem Fluge.

Dabei ist übrigens zu bemerken, daß die Erwärmung im Bereiche der tätigen Muskulatur eine beträchtlich stärkere ist als in anderen Körperbezirken. Girard (1869) beobachtete eine auffallende Temperaturdifferenz im Thorax und Abdomen fliegender Insekten. Bei Erdbienen und Sphingiden steigt dieser Unterschied auf 4—6° (bisweilen 8—10°), bei den Bombyciden auf 3—4°. Bei schlecht oder gar nicht fliegenden Insekten ist dagegen der ganze Körper gleichmäßig warm. Die im Thorax gebildete Eigenwärme fliegender Insekten ist der Flugstärke (Muskeltätigkeit) proportional.

Newport untersuchte mehr als 30 Insektenlarven und konstatierte eine höhere Temperatur des Körpers als der Umgebung. Niemals sinkt die Temperatur des Körpers unter die der Umgebung. Auch in der Ruhe haben flugfähige Insekten eine höhere Eigenwärme als flugunfähige. Nach Girard (1869) verhalten sich Wasserinsekten ebenso wie Landinsekten. Zahlreiche Messungen an verschiedenen Insekten haben Newport's Angaben im wesentlichen bestätigt.

Eine so starke Eigenwärme wie die Imagines zu produzieren sind die Larven nicht imstande, weil ihnen das Flugvermögen fehlt und damit die Möglichkeit einer so lebhaften Muskeltätigkeit, wie sie an den Flugmuskeln beobachtet wird. Die Temperatur der Puppe scheint gewöhnlich mit der Umgebungstemperatur übereinzustimmen. Daß auch die Eigentemperatur der Geschlechter verschieden sein kann und bei den lebhafteren Männchen höher sein muß als bei trägen Weibchen, ist von vornherein anzunehmen, übrigens aber auch durch Messungen an Bombyciden bestätigt worden.

Bachmetjew (1902) bestimmte die spezifische Wärme der Puppen bei Lepidopteren und kam zu dem Resultat, daß sie bei lebenden Tieren

im Durchschnitt 0,83° beträgt. Natürlich bleibt sie nicht für alle Stadien konstant, nimmt vielmehr mit dem Fortschreiten der Entwicklung ab. Näheres hierüber findet man bei Bachmetjew. Derselbe Forscher konstatierte, daß eine Puppe unter 0° abgekühlt eine niedere Temperatur (zuweilen bis — 10° und tiefer) erreicht, ohne zu gefrieren. „Erst bei einer gewissen Unterkühlungstemperatur, welche von der Abkühlungsgeschwindigkeit abhängt, steigt plötzlich die eigene niedere Temperatur der Puppe" bis zu dem „normalen Erstarrungspunkte", d. h. zu der Temperatur, bei welcher normalerweise das Gefrieren der Säfte stattfindet (gewöhnlich — 1,5°). Nach diesem „Temperatursprunge" kühlt sich das Insekt viel langsamer ab als vor dem „Sprunge". Als kritischen Punkt bezeichnet Bachmetjew diejenige Temperatur, bis zu welcher die Säfte im Insekt unterkühlt werden können, bevor sie erstarren. Kühlt man nach dem Temperatursprunge (bis zum normalen Erstarrungspunkte) das Insekt weiter ab, so gefriert es und stirbt, wenn die Temperatur eine gewisse Größe erreicht hat, d. h. bis zu demjenigen Grade gelangt ist, bei welchem der Sprung stattfand, oder noch niedriger gesunken ist. — Der kritische Punkt wird durch Nahrungsmangel und wiederholtes Erstarrungsverfahren sowie durch die Abkühlungsgeschwindigkeit beeinflußt. „Die extremen Unterkühlungsgrade der Säfte für verschiedene Insekten sind verschieden. Das größte bis jetzt beobachtete Maximum besitzt *Pieris rapae* L. (11,80) während das kleinste Maximum bei *Oxythyrea cinctella* Schaum (Coleopt.) ♀ (4,9) beobachtet wurde. Das kleinste Minimum besitzt *Vanessa atalanta* L. (0,4). Je größer die Puppe ist, desto kleiner ist der minimale Unterkältungsgrad derselben. Es ist möglich, die Insektensäfte bei denjenigen Insektenarten, welche das Minimum des Unterkühlungsgrades bei einer ‚mittleren' Abkühlungsgeschwindigkeit zeigen, so stark zu unterkälten, daß die Säfte als amorph und doch flüssig zu betrachten sind."

Schon Réaumur war bekannt, daß Puppen von *Vanessa cardui* L. bei einer Temperatur von — 15° nicht einfrieren und die Puppe von *Pieris brassicae* L. — 16° erträgt, ohne zu sterben.

Nach Bachmetjew (1899) zeigen die Insekten bei einem Steigen der Lufttemperatur anfangs keine besondere Unruhe, beginnen aber sich stark zu bewegen, wenn ihre Körpertemperatur auf 39° gestiegen ist. Der Tod tritt bei 46—47° ein.

Von zahlreichen Autoren wurden Messungen der Temperatur in Bienenstöcken und Bienenhaufen vorgenommen. Die Resultate stellt Tigerstedt (1910) unter Ausschluß solcher Messungen zusammen, welche infolge von Besonnung der Bienenstöcke fehlerhaft ausgefallen sein können. Er sagt: „Wo Insekten in großen Haufen zusammen sind und besonders, wenn sie sich in einem abgeschlossenen Raume befinden und also vor Abkühlung durch die äußere Luft geschützt sind, kann ihre Temperatur, auch wenn Bewegungen größeren Umfanges ziemlich ausgeschlossen sind, sehr hoch steigen."

„Réaumur beobachtete im Bienenstock + 10° R. bei einer Außentemperatur von — 3° R. Andriaschew fand im Winter die Temperatur im Bienenhaufen gleich + 8° bis + 12° R, in der Peripherie betrug die Temperatur + 6 bis + 10° R. Desgleichen war nach Potechin im Winter die Temperatur im Bienenhaufen + 10° bis + 12° R; bei einer Außentemperatur von — 6 bis — 15° R war die Temperatur im Bienenhaufen — 2 bis — 3° R. Im Winter beobachtete Ziesielski im

Bienenhaufen eine Temperatur von 8—10⁰ R. Wenn die Bienen beunruhigt wurden, stieg die Temperatur bis auf + 25,6⁰ R an. Isserlin fand die Temperatur im Bienenstock gleich + 30 bis + 32⁰ C bei einer Außentemperatur von + 6⁰ C.

Kulagin bestimmte die Temperatur in Bienenstöcken jeden Tag vom Mai 1875 bis März 1877 und bekam dabei folgende Mittelwerte für die einzelnen Monate:

Monat	A. im Bienenhaufen		A. im Bienenstock	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
Januar	31,5	24	5,5	— 2,5
Februar	33	19—24	9	0
März	35	31	9—23	— 2 bis + 7
April	37	22	35	7
Mai	38	22—34	35	28
Juni	38,5	37	—	—
Juli	38	36	—	—
August	36	30	—	—
September	30	24	26	16
Oktober	28.5	19	16,5	5—10
November	32	21—27	5—10	5 bis — 1
Dezember	34	24	4,5	0

Dabei wurde rapides Sinken der Temperatur von 8 Uhr abends und sehr oft nachts — gegen 6 Uhr morgens — beobachtet. Die Temperatursteigerung geschah meistenteils gegen Mittag. Die Beobachtungen ergaben auch, daß dem Temperatursinken im Bienenstock die Temperaturabnahme der Luft vorausgeht.

Unter entsprechenden Bedingungen sind auch bei anderen zu größeren Haufen gesammelten Insekten Temperaturen beobachtet worden, die mehr oder weniger die Temperatur der umgebenden Luft übersteigen, wie z. B. in folgenden Fällen. Regnault (1849) brachte Maikäfer in einen Sack mit freier Luftventilation und fand in diesem die Temperatur um 2⁰ R höher als die der umgebenden Luft; und Girard beobachtete, daß bei einer Lufttemperatur von 12⁰ C die Larven von *Galleria cerella* F. im Haufen eine Temperatur von etwa + 24 bis + 27⁰ C zeigten" (Literatur siehe Bachmetjew 1901, 1907).

5. Das Blut.

Das Insektenblut besteht aus flüssigen, in Wasser gelösten Substanzen, der Haemolymphe, und aus geformten Elementen, den Blutzellen oder Haemocyten. Das Blut reagiert alkalisch und erscheint entweder wasserklar oder gefärbt (grünlich, gelblich, rötlich, bräunlich), und dann ist die Farbe gewöhnlich an die Haemolymphe, nicht an die Haemocyten gebunden, die nur ausnahmsweise eine schwach grünliche, bläuliche oder rötliche Färbung zeigen. Das getrocknete Blut stimmt in der Regel mit der Grundfarbe des Insekts überein, und die Blutflüssigkeit wird nach ihrem Austritt aus dem Körper immer dunkler. Diese Verfärbung beruht nach Fürth und H. Schneider auf der Wirkung eines besonderen oxydierenden Fermentes auf den Blutfarbstoff. Geringe Mengen von Fett sind im Blute stets nachweisbar. Von den im Blutwasser gelösten Stoffen kommen in erster Linie Albuminoide in

Betracht, welche an der Luft oxydieren und ihre ursprüngliche Farbe verlieren (dunkel werden); Cuénot's Haemoxanthin, Haemoprasin, Haemophaein, Haemopyrrhin, Haemochlorin, Haemocrocin. — Fibrin ist ziemlich reichlich vorhanden (Raupen), kann aber auch fast oder ganz fehlen (*Bombyx quercus* L., *Pieris rapae* L., *Hydrophilus piceus* L., Larve von *Aeschna grandis* L.). Das Blut von *Malacosoma castrense* L. enthält viel Fibrin (Cuénot). Ferner wies Cuénot im Raupenblut Lutein nach, das jedoch im Blute von *Meloë proscarabaeus* L., *Hydrophilus piceus* L. und den Larven von *Pieris rapae* L. und *Aeschna grandis* L. fehlt, sowie das in Form kleiner Körnchen sich niederschlagende Uranidin (von unbekannter chemischer Zusammensetzung), dessen physiologische Rolle dunkel ist. Es schlägt sich außerhalb des Tierkörpers nieder auch ohne Berührung mit der Luft. Bei *Bombyx quercus* L. scheint es zu fehlen, ebenso bei *Malacosoma castrense* L., *Pieris brassicae* L., *Hydrophilus piceus* L., *Dicranura vinula* L. — Eisenoxydul und Eisenoxyd fehlen, doch soll metallisches Eisen in Lösung vorhanden sein (Landois 1864). Diese Angabe vermochte übrigens Cuénot (1891) nicht zu bestätigen, bestreitet sie aber nicht. Cuénot glaubt, daß die Oxydation der Albuminoide intra vitam (bei den Raupen von *Bombyx quercus* L. und *B. rubi* L.) nicht stattfinde und ein postmortales Phänomen sei (so auch Fredericq nach Untersuchung der Larve von *Oryctes nasicornis* L.); die Albuminoide scheinen somit in der Regel nicht Träger der Atemgase zu sein, sondern nur der Ernährung zu dienen. — Das Lutein des Blutes, welches bei vielen Raupen nachgewiesen werden konnte, scheint in manchen Fällen mit dem Xanthophyll der Nährpflanzen identisch zu sein. — Das Uranidin wurde nur bei einer beschränkten Anzahl von Insekten nachgewiesen; es spielt weder bei der Ernährung, noch bei der Respiration eine Rolle und ist vielleicht ein Exkretstoff. — Im Blute von *Lytta*, *Meloë* und anderen Vesicantien findet sich das blasenziehende Cantharidin, der wirksame Stoff der „spanischen Fliege".

Der Geruch des Blutes zeigt sich oft abhängig von dem der Nährpflanze (Landois).

Hinsichtlich der relativen Blutmenge fand Landois die Larven stets blutreicher als die Imagines; ferner sollen schlechte Flieger und langlebige Imagines mehr Blut haben als kurzlebige Imagines und gute Flieger.

Haemocyten.

Cuénot (1896) unterscheidet bei den Orthopteren folgende vier Arten von Blutzellen:

1. Kleine cytoplasmaarme Amoebocyten mit jugendlichem Kern und mitotischer Vermehrung, die er für Bildungszellen hält.

2. Große plasmareiche Amoebocyten, welche allein als Phagocyten in Frage kommen. Ihr wohlentwickelter Kern ist dem homogenen Cytoplasma eingelagert. Amitotische Kernteilungen, niemals aber Mitosen, lassen sich in diesen Zellen beobachten. Sie können Gruppen („Plasmodien", Syncytien) mit bis zu acht Kernen bilden.

3. Amoebocyten von ähnlichem Aussehen wie die sub 2 beschriebenen, jedoch mit etwas kleinerem Kern und feiner acidophiler Granulation des Cytoplasmas.

4. Degenerationszustände der vorerwähnten Zellen, welche kleiner werden, deren Granula verschwinden, während der Kern dem chromato-

lytischen Zerfall anheimfällt (sich in stark färbbare homogene Kügelchen auflöst).

Diese Formen der Haemocyten sind keine besonderen konstanten Zellarten, sondern nur aufeinanderfolgende verschiedene Zustände derselben Zelle, wobei natürlich gelegentlich auch schon eine Degeneration eintreten kann, bevor das Stadium 3 erreicht worden ist.

Metalnikoff (1908) fand bei der Raupe von *Galleria mellonella* L. vier verschiedene Formen von Haemocyten: 1. kleine Leukocyten mit großem, färbbarem Kern, der fast die ganze Zelle ausfüllt. Sie vermehren sich durch karyokinetische Teilung und entsprechen denjenigen Zellen, welche Cuénot (1896) bei den Orthopteren nachwies und die er als Bildungzellen („éléments purement germinatifs") bezeichnet. — 2. Größere Leukocyten mit zentralem Kern und der Fähigkeit, Fremdkörper zu verzehren. Sie sind wohl nur ältere Zustände der erstgenannten. — 3. Große Leukocyten mit körneligem und vakuolisiertem Cytoplasma und kleinem Kern. Sie treten im Vergleich zu den übrigen Blutzellen in nur sehr geringer Anzahl auf. — 4. Sehr große Zellen mit ganz homogenem Plasma und großem Kern, deren Anzahl sehr gering ist.

Nach Cuénot (1891) fehlen in dem roten Blute der Larve von *Chironomus plumosus* L. und einigen verwandten Arten die Haemocyten gänzlich; das Blut ist durch Haemoglobin rot gefärbt. Wenn nun nach Cuénot's Hypothese den Blutzellen die Aufgabe zufällt, die Produkte der Verdauung in Plasma zu verwandeln, so müßte bei der *Chironomus*-Larve für einen Ersatz derselben gesorgt sein. Das Organ, welches an Stelle der Haemocyten diese Funktion übernimmt, sieht Cuénot in dem grünlich gefärbten Teil des Fettkörpers, welcher zwei oder drei Thoraxsegmenten angehört. Dieser Abschnitt enthält nur wenige kleine Fettkugeln, aber zahlreiche kleine grüngelbliche Körnchen mit starkem Lichtbrechungsvermögen, welche den Einschlüssen dei Amoebocyten vollkommen gleichen. In geringerer Menge finden sich diese „albuminogenen" Körnchen auch in den übrigen Zellen des Fettkörpers; vielleicht bilden sie das Haemoglobin.

Abgesehen von diesen Ausnahmen kommen die Blutzellen als kuglige oder spindelförmige Körperchen allen Insekten zu. Sie sind nur wenig amöboid beweglich, und ihre Pseudopodien bleiben kurz. Cuénot schreibt ihnen eine wichtige Rolle bei der Metamorphose (Lepidopteren) zu: während des Larvenlebens speichern sie eine große Menge von Albuminoiden (die auch der Fettkörper reichlich enthält) in Form von großen farblosen Körnchen in sich auf und zur Zeit der Verwandlung in die Puppe sind alle Blutkörperchen in Reservenahrungsspeicher verwandelt. Bei anderen Larven (Coleopteren, Tenthrediniden, Ephemeriden und Odonaten) verwandeln sich jedoch die Haemocyten nicht in Reservenahrungsspeicher; die gesamte Reservenahrung enthält hier der Fettkörper. (Vergl. die Histiolyse während der Metamorphose.)

Hollande (1909) studierte speziell das Blut der Coleopteren und konnte drei Gruppen von Haemocyten unterscheiden (Fig. 295): 1. voluminöse Leukocyten, deren Größe bis über 24 μ betragen kann und deren Kern gewöhnlich chromatinarm erscheint. Ihr Cytoplasma nimmt viel Eisenhämatoxylin auf und zeigt eine ausgesprochene Affinität zu Säurefuchsin. Diese Zellen sind sphärisch oder ovoid und haben Ähnlichkeit mit Oenocyten, von welchen sie durch die stets excentrische Lage ihres Kerns unterschieden sind. Sie entsenden niemals Pseudopodien und sind nicht imstande, eingedrungene oder injizierte Fremdkörper zu ver-

dauen. Hollande nennt sie Lymphocyten (Fig. 296). — 2. Leukocyten von viel geringerer Größe (6—16 μ) mit chromatinreichem Kern, im

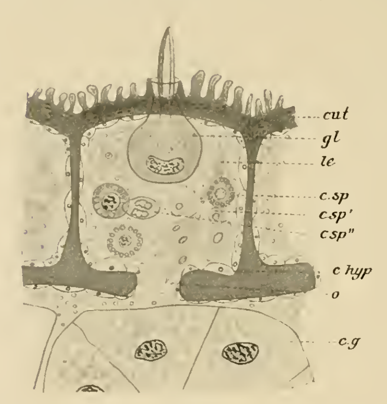


Fig. 295.
Schematischer Schnitt durch die Haut der Larve von *Lampyris noctiluca* L. Von epidermalen Chitinfortsätzen gebildetes Kämmerchen. Vergr. 500:1. (Hollande 1909.)

cut Cuticula. *gl* Hautdrüsenzelle. *le* gestreckte Leukocyten. *csp*, *csp'*, *csp"* Kügelchenzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien. *chyp* Epidermzellen. *cg* Fettzellen. *o* Zwischenraum zwischen zwei Chitinfortsätzen.



Fig. 296a.
Lymphocyte des Blutes von *Mysia oblongoguttata* L. Vergr. 750:1. (Hollande 1909.)

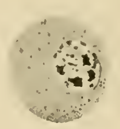


Fig. 296b.
Junge Lymphocyte aus dem Blute von *Lachmaea crataegi* Forst. Vergr. 750:1. (Hollande 1909.)

Leben hyalinem, nach der Fixierung mit sauren Farbstoffen schwer färbbarem Cytoplasma, das oft feine circumnukleäre Granulationen enthält. Sie sind spindelförmig und erweisen sich als Phagocyten. Im Gegensatze zu den Lymphocyten vermehren sie sich lebhaft durch mitotische Teilung, während deren Dauer sie zu phagocytärer Tätigkeit unfähig sind. Sie bilden Haufen derselben Art, wie sie von Cuénot und Metalnikoff beschrieben wurden, um gemeinsam Fremdkörper zu verdauen. Zu diesem Zwecke entsenden sie meist nur von einem Pol ihres Körpers feine Pseudopodien (Fig. 297), mit deren Hilfe sie sich an eine benachbarte Bindegewebszelle ansetzen und so fixiert werden, um schließlich jene Phagocytenhaufen (Syncytien) zu bilden. — Diese beiden Zellarten kommen nach Kollmann (1908) im Blute aller Insekten vor, wenn Haemocyten nicht ganz fehlen. Die nicht granulierten Leukocyten mit großem Cytoplasmakörper enthalten oft ausgezogene oder doppelte Kerne; Kollmann meint (gegen Cuénot), daß es sich nicht um eine amitotische Kernteilung handle, sondern daß die Kerne am Ende ihrer Entwicklung



Fig. 297.
Phagocyte aus dem Blute von *Epilachna chrysomelina* F. (Larve) mit ausgestreckten Pseudopodien. Vergr. 1500:1. (Hollande 1909.)

n Kern. *b* aufgenommene chinesische Tusche.

eine Deformation erfahren und in mehrere Stücke zerfallen, ohne daß eine Teilung der Zelle beobachtet werden kann. — 3. Sphärische oder oblonge Zellen von sehr verschiedener Größe (5—32 μ) bei den einzelnen Käferarten, deren Cytoplasma kleine, intensiv gelb gefärbte Einschlüsse enthält. Hollande nennt sie Kügelchenzellen („cellules à sphérules"). Sie geben dem Blute, in welchem sie vorhanden sind, ein opakes Aussehen und gehen aus Phagocyten hervor, verlieren aber die Fähigkeit, Fremdstoffe aufzunehmen, und speichern auch injiziertes karminsaures Ammoniak nicht in sich auf. Ihre Einschlüsse sind anfangs klein und acidophil, werden aber später unter fünf- bis sechsfacher Größenzunahme basophil. Sie bleiben bis zu ihrer Reifung in ihrer Matrixzelle liegen, gelangen dann aber in die Haemolymphe (Coccinellidae, Chrysomelidae, Cantharidae). Bei manchen Coccinelliden enthält das Blut der Larve mehr Kügelchenzellen, das der Imago dagegen mehr freie Kügelchen (Fig. 298). Verschiedenheiten im Blute der Larve und der Imago mit Rücksicht auf diese Zellen wurden auch bei *Lochmaea crataegi* Forst. und *Galeruca monticola* Kiesenw. (Chrysomelidae) konstatiert. — Auch Kollmann (1908) vermochte Unterschiede im Verhalten des Blutes bei Larven und Imagines nachzuweisen. Bei den Orthopteren erleidet das Blut mit der Ausbildung des definitiven Entwicklungsstadiums (Imago) keine Veränderung, aber schon bei *Aeschna* ist eine solche zu konstatieren. — Die reifen Einschlüsse der Kügelchenzellen bestehen aus einem albuminoiden Substrat, welches eine Fettverbindung unbekannter Zusammensetzung einschließt, die ein Lipochrom, das Zoonerythrin, gelb färbt. Ihre physiologische Bedeutung erscheint noch nicht hinlänglich geklärt. Im Blute verlieren sie ihre Eigenfarbe (das Lipochrom) und lösen sich schließlich auf. Zum Teil scheint das Zoonerythrin von den Pericardialzellen aufgenommen zu werden, welche Kristalle dieser Substanz enthalten.

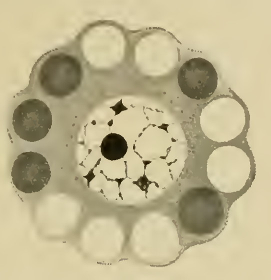


Fig. 298.
Kügelchenzelle aus dem Blute von *Epilachna chrysomelina* F. (Larve) Vergr. 1500. (Hollande 1909.)

Durch Verdunsten oder Zusatz von Reagenzien zu dem Insektenblut erhielt Landois (1864) Kristalle organischer Natur, bei deren Verbrennung sich Ammoniak entwickelt und die mit Salzsäure behandelt in eine feinkörnige Masse zerfallen; in Wasser sind sie schwer löslich. Nach Landois zeigt fast jede Insektenspecies ihre besondere Kristallbildung. Die Kristalle entstehen aus Substanzen, welche aus den Blutzellen austreten, aber auch der Haemolymphe angehören. — Cuénot fand diese organischen Kristalloide ebenfalls und glaubt, daß sie Harnsäure enthalten, welche an ein organisches Substrat gebunden sei, sowie Phosphate und kohlensauren Kalk. Eine dieser Substanzen prädominiert vielleicht und bestimmt die Form des Kristalloids.

Phagocytose.

Um die Tätigkeit der Phagocyten zu studieren, machte Metalnikoff Injektionen von verschiedenen unlöslichen Farbstoffen und Bakterien. Schon einige Minuten nach der Injektion von chinesischer

Tusche oder Karmin beginnt die Tätigkeit der Phagocyten. Anfangs haften ihnen die Fremdkörper nur peripherisch an (Fig. 299); nach Ablauf einer halben Stunde dringen die injizierten Farbstoffe in die Phagocyten ein, und einige Tage nach der Injektion findet man zahlreiche mit Karmin beladene Zellen und einige von ihnen derart überladen, daß ihr Kern verdeckt ist. Bisweilen berühren die gehäuften Phagocyten einander so innig, daß die Grenzen zwischen ihnen verschwinden. Die so entstehenden Syncytien („Plasmodien") wurden auch von Kowalewsky (1892), Cuénot (1895), Souslow (1906) beobachtet. Metalnikoff (1908) konstatierte sie bei der Raupe von *Galleria mellonella* L., wo sie nach Injektion von Tuberkulose enorme Ausdehnung annahmen; der Autor gewann den Eindruck, daß die Tuberkelbazillen in den Syncytien schneller zerstört wurden als in den isolierten Phagocyten. Die Intensität der intracellulären Digestion scheint also durch die gemeinsame Tätigkeit der Phagocyten gesteigert zu werden. Diese degenerieren schließlich und werden von beständig neu zuwandernden Leukocyten rings umschlossen (Fig. 300). Die Phagocytenhaufen entstehen zunächst

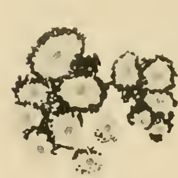


Fig. 299.
Phagocytengruppe einer Raupe von *Galleria mellonella* L. 15 Minuten nach der Injektion von Karmin. Vergr. (Metalnikoff 1908.)

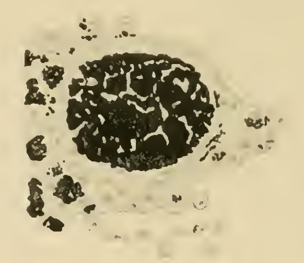


Fig. 300.
Gruppe von Phagocyten einer Raupe von *Galleria mellonella* L eine Kapsel um injiziertes Karmin bildend; 10 Tage nach der Injektion. Vergr. (Metalnikoff 1908.)

in der Umgebung des Herzens und erst bei starker Injektion im ganzen Körper. Während der Metamorphose erfahren sie bei *Galleria* keine Veränderung, nur die Anzahl der sie umgebenden (die sog. „Cyste" bildenden) Leukocyten vermehrt sich. — Nach Souslow (1906) dringen die isolierten, mit chinesischer Tusche beladenen Phagocyten in das Epiderm ein, der Farbstoff inkrustiert die Cuticula und wird mit ihr bei der Häutung entfernt.

Zu sehr interessanten Resultaten kam Metalnikoff durch Experimente mit verschiedenen pathogenen Bakterien. Sie beweisen, daß die Phagocyten nicht imstande sind, aller in das Blut gelangter Mikroorganismen Herr zu werden. Der russische Forscher konnte folgende drei Fälle unterscheiden:

1. Phagocytosen traten gar nicht oder nur in sehr geringem Umfange auf und das Tier starb überraschend schnell.

2. Die Phagocyten treten zwar in Tätigkeit, sind aber nicht imstande, die Mikroben zu verdauen. Die Raupe lebt noch längere Zeit, geht aber schließlich stets zugrunde.

3. Die Bakterien werden von den Phagocyten aufgenommen und zerstört. Die Raupe übersteht die Krankheit leicht und liefert normale Puppe und Imago. — Unzweifelhaft hängt also die Immunität der Raupe gegen verschiedene pathogene Mikroorganismen von der Fähigkeit der Leukocyten, diese zu vernichten, ab.

6. Pericardialzellen. Nephrocyten.

Die Pericardialzellen finden sich als eigentümliche Elemente, wie es scheint, bei allen Insekten im Larven- und Imagozustande an den Seiten des Rückengefäßes (Fig. 301), doch ist ihre Anzahl und Anordnung

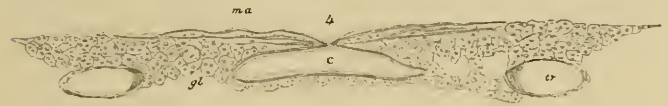


Fig. 301.
Querschnitt durch das Herz und seine Umgebung von *Hydrophilus piceus* L. Vergr. 50 : 1. (Cuénot 1891.)
c Herz. *gl* Pericardialgewebe. *ma* flügelförmige Muskeln. *tr* Tracheen. *4* Dorsalseite.

mannigfachem Wechsel unterworfen. Eine allgemeine Charakteristik dieser Zellen läßt sich kaum geben, weil ihre Größe und ihr cytologischer Bau bei den einzelnen Insekten zu verschieden sind. Stets aber unterscheiden sie sich von den übrigen Zellen der Leibeshöhle und bilden eine Zellart für sich. In der Regel handelt es sich in ihnen wohl um große, zwei- oder mehrkernige Zellen, deren Cytoplasma gelbliche oder grünliche Einschlüsse enthält. Nach Kowalewsky stehen sie stets in naher topographischer Beziehung zu Muskelfasern, denen sie anhaften (Fig. 302). — Metalnikoff (1908) fand bei *Galleria mellonella* L. (Raupe) neben sehr kleinen einkernigen Zellen, welche den Muskelfasern unmittelbar angelagert sind, riesige Zellen mit großen Kernen, also so verschiedene Zellen des Pericardialkörpers, daß ihre Gleichartigkeit kaum noch zu erkennen war. Dennoch gehen alle diese Zellen aus den einfachsten kleinen Pericardialzellen hervor, deren jüngste randständig liegen. Die zentral gelegenen älteren fallen allmählich der Degeneration anheim. Auch die Pericardialzellen der Imago gehen aus den jungen Zellen der Larve hervor, sind aber bei der Imago viel kleiner und bilden bei ihr keine so komplizierten Gruppen wie bei der Larve.

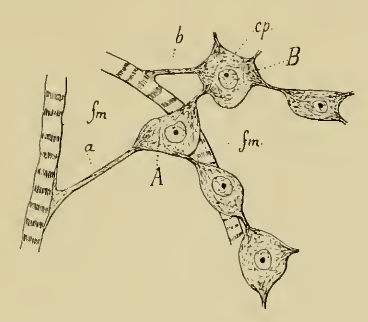


Fig. 302.
Beziehungen zwischen den Pericardialzellen und den Flügelmuskeln. Vergr. 300 : 1 (Massonat 1909.)
cp, *A*, *B* Pericardialzellen. *a* u. *b* die Fäden zur Muskulatur. *fm* Flügelmuskelfasern.

Über die Funktion dieser Pericardialzellen war man zunächst auf Vermutungen angewiesen. Balbiani (1886) hielt sie für blutbereitende Organe, von welchen die Blutzellen ihren Ursprung nähmen, welche jedoch auch nach Art der Phagocyten Fremdkörper aufzunehmen imstande seien. Kowalewsky (1892) wies zuerst nach, daß sie karminsaures Ammoniak aufnehmen und somit den Charakter exkretorischer Zellen (Nephrocyten) haben. Auch Cuénot (1896) hält sie für solche. Nach Injektion von karminsaurem Ammoniak färben sich die Pericardialzellen bald rot, indem der Farbstoff von plasmatischen Körnchen festgehalten wird. Sie erweisen sich also als Speichernieren, welche übrigens bei zu starker Inanspruchnahme degenerieren und eine Beute der Phagocyten werden (Kowalewsky, Metalnikoff). Es erscheint möglich, mit Metalnikoff anzunehmen, daß diesen Zellen speziell die Aufgabe zufalle, Toxine aus dem Blute zu entfernen und unwirksam zu machen.

Genetisch ist nach Cuénot (1891) der Pericardialkörper nichts anderes als ein spezialisierter Teil des mesodermalen Bindegewebes, welcher topographisch an das Rückengefäß gebunden erscheint, während die übrigen Bindegewebszellen sich mit Reservenahrung beladen und den Fettkörper bilden.

Bruntz (1909) konnte Nephrocyten, welche den Pericardialzellen gleichwertig sind und karminsaures Ammoniak aufnehmen, bei Orthopteren auch in anderen Körpergegenden nachweisen. Bei *Periplaneta orientalis* L. liegen sie in zwei kleinen Gruppen an der Basis des ersten Beinpaares sowie in Gestalt zweier großer symmetrischer Gruppen des Kopfes auf der Höhe des Labiums. Bei *Mantis religiosa* L. finden sie sich in der Umgebung der Speicheldrüsen, in der Frontalregion, in der Unterlippe und den Labialtastern und an der Basis des ersten Beinpaares. Die Speicheldrüsen umgeben sie in Form eines Netzes, in den übrigen genannten Regionen überziehen sie die Muskelbündel und begrenzen die Blutlacunen. — Bei den Acridiiden (*Stenobothrus lineatus* Panzer, *Caloptenus italicus* L., *Oedipoda coerulescens* L.) findet man sie in der Umgebung der Speicheldrüsen zahlreich in Form eines Netzes und in geringerer Menge an der Basis der drei Beinpaare an den Muskeln oder untermischt mit den Oenocyten am Epiderm. — Die Locustiden (*Decticus verrucivorus* L.) besitzen solche Zellen im Kopfe zwischen den Muskeln an der Antennenbasis, an der Insertionsstelle der Oberlippe, der Mandibeln und des Labiums. Zahlreiche Nephrocyten finden sich ferner an der Ventralseite des Thorax, namentlich an der Basis der beiden vorderen Beinpaare, wo sie die Tracheenzweige dieser Gegend bekleiden. Bei jungen (unbestimmten) Locustiden bilden sie einen Ring um den Ösophagus und vereinigen sich zu kleinen Ansammlungen an der Basis der drei Beinpaare. — Bei *Gryllus domesticus* L. finden sich einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte Zellen derselben Art am Rande des Fettkörpers. Wenn auch im ganzen Körper verbreitet, sind sie doch nur im Kopfe und besonders in den Mundteilen reichlich vorhanden.

Für die Apterygoten (*Ctenolepisma*) wies Philiptschenko (1907) Pericardialzellen nach. Sie liegen in acht abdominalen Segmenten als paarige syncytielle Zellgruppen jederseits des Herzens, je ein Paar in jedem Segmente. Außer diesen segmentalen Pericardialkörpern liegen noch im Thorax zwei kompakte Anhäufungen von Pericardialzellen ohne metamere Anordnung jederseits vom Rückengefäß längs dem Pericardialseptum. Sie reichen etwa von der Mitte des Mesothorax bis zum

hinteren Ende des Metathorax. Jede Zelle pflegt mehrere Kerne zu besitzen, und das Cytoplasma enthält gelblich braune, isotrope Körnchen. Die Ablagerung von Ammoniakkarmin beginnt erst am Ende des zweiten Tages nach der Injektion. — Bruntz (1908) fand ferner bei *Lepisma saccharina* L., *L. aurea* Duf. und *Ctenolepisma lineata* F. Nephrocyten als Pericardialzellen.

Da sich die Zellen des von Weismann (1864) bei den Muscidenlarven gefundenen guirlandenförmigen Zellstranges ähnlich verhalten wie die Pericardialzellen, fallen sie unter den gleichen Gesichtspunkt wie diese. Sie nehmen nach Fütterung mit Cochenille, Methylenblau und Silbersalzen diese in sich auf (Kowalewsky 1886-87). Der „guirlandenförmige Zellstrang" liegt frei in der Leibeshöhle durch Tracheen suspendiert und bildet einen analwärts gerichteten Bogen in einer Horizontalebene nahe dem Rücken, dessen beide Enden die Speicheldrüsen berühren.

7. Phagocytärorgane.

Bei Grylliden und Acridiiden fand Cuénot (1896) ein verschiedenes Verhalten der pericardialen Zellen: nach Injektion von chinesischer Tusche und karminsaurem Ammoniak nehmen die eigentlichen Pericardialzellen den letzteren Farbstoff auf, während sich die chinesische Tusche in dem von Cuénot sogenannten Phagocytärorgan (Kowalewsky's „rate") sammelt. Bei den Forficuliden (Fig. 303) bilden die Zellen des Phagocytärorgans eine dünne Schicht, die nicht wie bei den Orthopteren dem Pericardialseptum dorsal aufliegt, sondern ein ihm paralleles besonderes Septum des Pericardialsinus darstellt. Die Pericardialzellen liegen teils dem Pericardialseptum ventral auf, teils in der Pericardialhöhle seitlich vom Herzen. — Bei den Gryllen bilden die Phagocytärorgane zwei (*Gryllus*, *Nemobius*) oder vier (*Gryllotalpa*) Paare dreieckiger Organe in den ersten Abdominalsegmenten. Sie fehlen nach Cuénot den Blattiden, Mantiden und Locustiden vollständig, sollen aber nach Kowalewsky bei den Locustiden zwischen den Pericardialzellen zerstreut liegen; um ein Phagocytärorgan in Cuénot's Sinne würde es sich in ihnen dann natürlich nicht handeln, sondern nur um freie Phagocyten, wie sie wohl allen Insekten zukommen. Daß übrigens den Locustiden die Phagocytärorgane nicht durchweg fehlen, geht aus der Beobachtung von Davydoff (1904) hervor, der bei einer Pseudophyllide (*Cleandrus graniger* Serv.) diese Organe in ähnlicher Ausbildung nachweisen konnte, wie bei den Grylliden. Sie liegen zu drei Paaren in den ersten drei

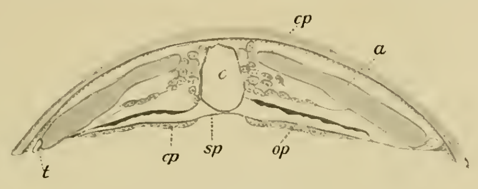


Fig. 303.
Querschnitt der Dorsalseite von *Forficula auricularia* L.; der Schnitt geht durch ein Paar der Flügelmuskeln; einen Tag nach Injektion von chinesischer Tusche und karminsaurem Ammoniak. Vergr. 47 : 1. (Cuénot 1896.)
a Fettkörper *c* Herz. *cp* Pericardialzellen. *op* Phagocytärorgan (nach Aufnahme von chines. Tusche). *sp* Pericardialseptum. *t* Trachee.

Abdominalsegmenten als dreieckige Bildungen, deren mediane Spitze die Seitenwand des Herzens berührt.

Cuénot glaubt die Phagocytärorgane, die nach seinen Untersuchungen (1897) bei *Hydrophilus piceus* L., *Dytiscus marginalis* L., der *Aeschna*-Larve und den Raupen von *Pieris brassicae* L. und *Bombyx rubi* L. fehlen, als Aggregate junger Blutzellen deuten zu können, die jedoch in bestimmter Gestalt konstant auftreten.

Auch bei den apterygoten Insekten sind Phagocytärorgane nachgewiesen worden. Bruntz (1908) fand sie bei *Ctenolepisma lineata* F., wo das Pericardialseptum (die „Pericardialmembran" Heymons') die injizierte Tusche aufnimmt (Philiptschenko 1907), und bei *Lepisma saccharinum* L. in Gestalt zweier paralleler Stränge, welche ohne Unterbrechung jederseits das Herz begleiten (Fig. 304).

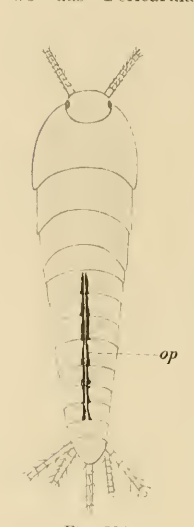


Fig. 304.
Lepisma saccharinum L. Vergr. 100:1. (Bruntz 1908.)
op Phagocytärorgan nach Injektion von chinesischer Tusche.

Philiptschenko (1907) kommt zu folgender sehr einleuchtender Deutung der Phagocytärorgane bei den Insekten: „Entwickeln sich die phagocytären Organe der Orthopteren aus dem Pericardialseptum, während bei *Ctenolepisma lineata* F., dem Vertreter einer noch niedriger organisierten Insektengruppe das Pericardialseptum selbst als ein solches Organ funktioniert, so muß letzterer Fall offenbar als das allerursprünglichste Verhalten angesehen werden. Man wird vermuten können, daß bei den Vorfahren der Gryllodea und Acridiodea das Pericardialseptum ebenfalls als phagocytäres Organ funktionierte und daß diese Funktion erst später auf spezielle in Gestalt von lokalen Anschwellungen oder Verdickungen dieses Septums auftretende Gebilde übergegangen ist. Allein was stellt das Pericardialseptum der Insekten überhaupt vor?" Nach den Untersuchungen von Heymons (1895) entwickelt es sich aus den dorsolateralen Abschnitten der somatischen Ursegmentwände. „Bei den Pterygota verwandelt sich ein Teil desselben späterhin in die Flügelmuskeln, während der andere Teil in Gestalt der zarten Pericardialmembran unverändert bleibt. Bei den Thysanura entspricht das gesamte Septum dieser letzteren Membran, indem hier keine Flügelmuskeln zur Entwicklung gelangen. Offenbar wird man dieses Septum bei den Thysanuren und die Pericardialmembran bei den höheren Insekten als einen unverändert gebliebenen Bezirk des peritonealen Epithels des Embryos ansehen müssen. Es ist natürlich nichts Wunderbares in dem Umstand zu erblicken, daß ein derartiger Coelothelbezirk bei den niederen Insekten als phagocytäres Organ funktioniert und bei einigen Orthopteren speziellen phagocytären Organen den Ursprung gibt."

Nach Davydoff (1904) entstehen sie bei Acridiiden und Grylliden in übereinstimmender Weise erst metembryonal als lokale Verdickungen des Pericardialseptums (der Pericardialmembran), von dem sie sich später ablösen. Bei den Grylliden tritt eine Höhlung in ihnen auf, in

welche die „Ostien" (cardiocoelomialen Öffnungen, Philiptschenko 1907) münden.

Ostiumorgane.

Die von Zawarzin (1911) gefundenen „Ostiumorgane" am Herzen der *Aeschna*-Larve wurden schon kurz erwähnt. Wo sie liegen, fehlt zwar das durchgängige Ostium, es sind aber an diesen Stellen Öffnungen in der Muskelwand des Herzschlauches vorhanden als Reste der früher offenen Ostien, welche durch ein besonderes aus dem Gewebe der Adventitia entstehendes, retikuläres Gewebe erfüllt sind (Fig. 305). Das Bindegewebe der Adventitia spaltet sich hier in zahlreiche feinere Bündel, welche, verflochten und teilweise miteinander verbunden, das Netzwerk des retikulären Gewebes bilden. In seinen Maschen liegen zahlreiche Zellen (Leukocyten). Peripherisch, da wo das Ostiumorgan an die muskulöse Herzwand grenzt, liegen zahlreiche an die Lymphocyten der Wirbeltiere erinnernde Zellen. Zwischen diesen peripherischen und den zentralen Zellen des Organs beobachtete Zawarzin beständig karyokinetische Figuren. — Zu beiden Seiten des hinteren ostienführenden Herzabschnittes finden sich statt der Ostiumorgane zwei Paare (von Metalnikoff gefundener) Phagocytärorgane, die aus einem retikulären, von Leukocyten erfüllten Gerüst bestehen und chinesische Tusche, Karmin, Sepia usw. aufnehmen. Zawarzin glaubt annehmen zu dürfen, daß die Ostiumorgane phagocytäre oder besser lymphoide, in die Ostien eingewachsene Organe seien.

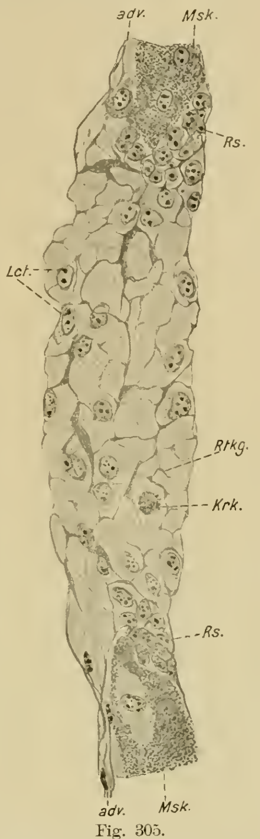


Fig. 305.

Querschnitt durch ein Ostiumorgan. Vergr. 750:1. (Zawarzin 1911.)

adv Adventitia. *Msk* Muscularis. *Lct* Leukocyten. *Rtkg* reticuläres Gewebe. *Rs* Ringschicht von Kernen. *Krk* Karyokinese in Leukocyten.

8. Der Fettkörper (Corpus adiposum).

Der Fettkörper kann dem sog. „Blutgewebe" (Wielowiejski) zugerechnet werden[1]); denn bei Embryonen und jungen Larven findet man alle Übergänge zwischen Haemocyten und Fettzellen, und während der Metamorphose wird eine mehr oder minder weitgehende Dislokation der den Fettkörper aufbauenden Zellen beobachtet, so daß sie wie

[1]) Graber (1891) schlägt statt „Blutgewebe" für die Haemocyten, den Fettkörper, die Oenocyten und Pericardialzellen die gemeinsame Bezeichnung „haemosteatisches Gewebe" vor.

die Haemocyten frei in der Haemolymphe flottieren; dies letztere trifft nicht nur für die holometabolen Insekten zu, sondern nach Kollmann (1908) auch für die älteste Larve (Nymphe) der Odonaten (*Aeschna*). Die Fettkörperzellen enthalten charakteristische Einschlüsse (Reservestoffe) in Form von Fettropfen und Albuminoidkügelchen und können auch vorübergehend (während der Metamorphose) oder dauernd (Collembolen, Orthopteren u. a.) Exkrete enthalten.

Allgemeiner Bau und Lage.

Besonders mächtig pflegt der dann fast die ganze Leibeshöhle ausfüllende Fettkörper, dessen Bedeutung in erster Linie in der Aufspeicherung von Reservenahrung liegt, bei den Larven der holometabolen Insekten entwickelt zu sein, während er bei den Imagines oft sehr beträchtlich an Ausdehnung verliert. Er kann im Kopf, Thorax und Abdomen ausgebildet sein.

Die allgemeine Form und Lage der Bestandteile des Fettkörpers ist recht verschieden und erscheint ziemlich regellos, wenn sich dessen Lappen überall, wo sie Platz finden, zwischen die inneren Organe einschieben. Philiptschenko (1907) unterscheidet am Fettkörper der Collembolen (Fig. 306) eine peripherische subepidermale Schicht von den inneren Strängen, deren vorderer Abschnitt von manchen Autoren (Sommer 1885) als „perioesophagealer Fettkörper" bezeichnet wird.

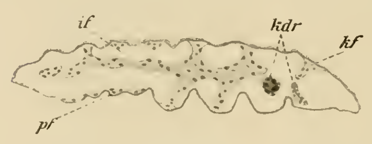


Fig. 306.
Topographische Darstellung des Fettkörpers in einem Sagittalschnitt durch *Neanura*. Vergr. 23 : 1. (Philiptschenko 1907.)
pf periphere Schicht des Fettkörpers. *if* dessen innerer Strang. *kdr* Kopfdrüsen. *kf* Kopflappen des Fettkörpers.

Die inneren Stränge sind bei den Achorutidae und Entomobryidae im Thorax und Abdomen deutlich segmentiert, bei den Sminthuriden fehlt diese Metamerie durchaus. Individuelle Abweichungen im morphologischen Verhalten des Fettkörpers kommen häufig vor.

Bei *Protapteron indicum* Schepotieff (Thysanura) ist das Corpus adiposum im Thorax und in der vorderen Partie des Abdomens am mächtigsten entwickelt, fehlt dagegen im Kopfe und im Hinterteil des Abdomens ganz. Es durchzieht hier den Thorax als breiter, vorn allmählich verschmälerter Strang, der im Halsabschnitt endigt. „Im ersten Thoraxsegment bedeckt er den Ösophagus von oben her, in den übrigen Thoraxsegmenten umhüllt er denselben kreisförmig fast allseitig und bildet zwischen den dorsoventralen Muskeln seitliche Lappen." Nach hinten setzt sich der Fettkörper als breite Masse zwischen Ösophagus und Nervenkette in das Abdomen fort, wo er zwei längliche Massen jederseits des Darmes bildet. Dazu kommen noch zwei schmälere Stränge zwischen den dorsoventralen Muskeln oder Gonaden und den Körperseiten. Bemerkenswert ist, daß sich die Abschnitte des Fettkörpers untereinander insofern verschieden verhalten, als die thorakale Partie außer Fett zahlreiche eosinophile Körnchen enthält (Schepotieff 1910).

Den Fettkörper der Lepismatiden (*Ctenolepisma lineata* F.) durchziehen stellenweise Bindegewebsstränge, welche ihn mit dem Bindegewebe anderer Organe in Verbindung setzen. Übrigens besteht er hier,

wie auch bei den Pterygoten in der Regel, aus zahlreichen Läppchen, deren jedes von einer zarten bindegewebigen Hülle (Tunica propria) umgeben ist. Diese Hüllen erscheinen als interstitielle Stränge, wenn die Fettkörperlappen einander eng angelagert sind (Philiptschenko 1907).

Bei den Mallophagen besteht der Fettkörper aus wurstförmigen, unregelmäßig verzweigten Massen (Große 1885). Die Larve von *Culex nemorosus* Meig. besitzt nur einen äußeren, peripherischen, kontinuierlich in jedem Körpersegmente verlaufenden Fettkörperlappen, welcher dem Epiderm dicht anliegt. Bei der alten Larve buchtet er sich sehr stark in das Innere der Leibeshöhle vor, und seine inneren Lappen erreichen, die ganze thorakale Leibeshöhle ausfüllend, den Darm. In den übrigen Segmenten ist der Fettkörper weniger stark entwickelt. — Bei der jungen Larve von *Corethra plumicornis* Fabr. liegen in der nächsten Umgebung der vorderen Tracheenblasen ziemlich große, körnerreiche Zellen in fast gerader Linie angeordnet; ihre Seitenflächen sind miteinander verklebt, und sie gewinnen einen fast epithelialen Charakter. Erst in späteren Stadien sammeln sich in diesen Zellen Fettkügelchen an, welche schließlich den Kern in seitliche Lage drängen und das Cytoplasma fast ganz anfüllen. Sie sind jetzt nur noch durch zarte Fäden locker mit der Tracheenblase verbunden, in früherem Alter aber stehen sie in festerem Zusammenhang mit den Speicheldrüsen und den Tracheenblasen (Wielowiejski 1883). — Bei *Periplaneta orientalis* L. besteht der Fettkörper aus verzweigten netzigen Strängen und zahlreichen Läppchen von verschiedener Form und Größe, welche besonders reich im Abdomen angehäuft zu sein pflegen. — Der Fettkörper der Larve von *Apis mellifica* L. setzt sich aus riesigen Lappen zusammen, in welchen bei erwachsenen Tieren 30 oder mehr Zellschichten übereinander liegen (Koschevnikov 1900).

Histiologie des Fettkörpers.

Im Fettkörper der Orthopteren kann man drei Arten von Zellen unterscheiden: gewöhnliche Fettzellen (Liparocyten), Exkretzellen und Bakterioidzellen. Die letzteren sind bei den Blattiden wohl entwickelt, fehlen den Phasmiden jedoch vollständig (de Sinéty 1901), während hier die Exkretzellen reichlich vorhanden sind (Cuénot 1896). Hinsichtlich der „Sarcosomocyten" siehe Muskulatur.

Das Aussehen der Fettzellen wechselt ziemlich erheblich in Abhängigkeit von ihrem Alter (Fig. 307—310) und physiologischem Zustande. Ihr Cytoplasma kann fast homogen erscheinen oder ganz mit Fettropfen erfüllt sein. Der Kern ist in der Ein-, Zwei- oder Mehrzahl (?) vorhanden und einfach oder verzweigt. Die im Plasma ziemlich regelmäßig enthaltenen Albuminoidkörnchen sind verschiedener Natur und nicht von gleicher Affinität zu Farbstoffen. Sie stellen, wie die Fettröpfchen, Reservenahrung dar, welche während der Metamorphose oder zur Bildung der Genitalprodukte vom Organismus verbraucht werden. — Entweder sind die Liparocyten durch deutliche Grenzen voneinander gesondert (z. B. *Ctenolepisma lineata* F.), oder sie bilden ein Syncytium. Bei der Larve von *Apis mellifica* L. sind sie im allgemeinen untereinander gleichartig, und während bei der jungen Larve die Zellgrenzen vielfach undeutlich bleiben, treten sie bei der älteren scharf hervor. — Die ursprüngliche Kugelform der Fettzellen verliert sich durch ihre gegenseitige Formanpassung, bedingt durch ihre enge Apposition aneinander. Jede Zelle enthält hier 1—2 Kerne. Der imaginale Fettkörper unterscheidet

sich sehr merklich von dem larvalen. Die Fettzellen der jungen Biene sind noch wohl gesondert und zeigen keine Neigung zur Bildung von Syncytien; die riesigen Vakuolen verdrängen das Cytoplasma bis auf geringe Reste, der Kern ist verzweigt; zweikernige Zellen kommen nur selten zur Beobachtung. Bei der alten Biene ist die Vakuolisierung des Cytoplasmas niemals so stark wie bei der jungen, fehlt vielmehr gewöhnlich ganz, und das Cytoplasma erscheint dann dicht und körnig; die Zellgrenzen verschwinden stellenweise ganz, und es kommt jetzt zu einem syncytiellen Zusammenfluß der Liparocyten. Gegen die Annahme einer senilen Degeneration spricht vielleicht die Tatsache, daß alte Königinnen das für die alte Arbeiterin beschriebene Verhalten des Fettkörpers nicht zeigen (Koschevnikov 1900).

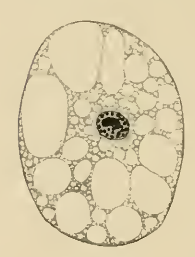


Fig. 307.
Fettzelle einer jungen Fliegenlarve. Vergr. 200 : 1. (Pérez 1910.)

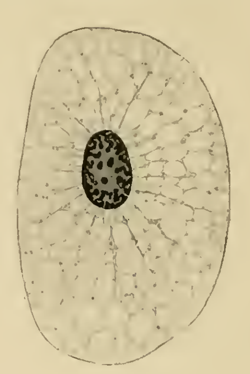


Fig. 308.
Fettzelle aus dem Abdomen einer Fliegenlarve in mittlerem Alter. Vergr. 320 : 1. (Pérez 1910.)

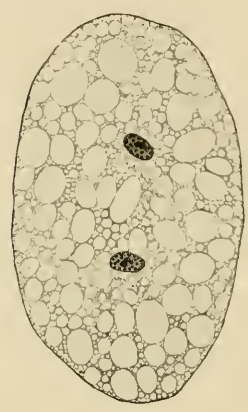


Fig. 309.
Zweikernige Fettzelle einer Fliegenlarve in mittlerem Alter. Vergr. 200 : 1. (Pérez 1910.)

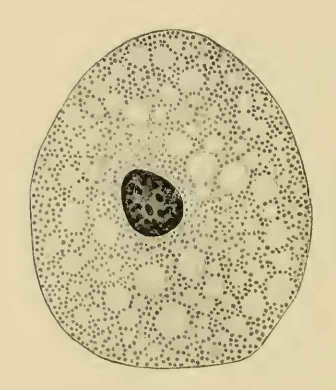


Fig. 310.
Fettzelle einer erwachsenen Fliegenlarve mit albuminoiden Einschlüssen. Vergr. 320 : 1. (Pérez 1910.)

Massonat (1909) beobachtete in der Umgebung der Fettzellen der Pupiparen zahlreiche Leukocyten, eine Erscheinung, welche Vaney

und Maignon (1906) mit der Glykogenese in Zusammenhang bringen. Diese beiden Autoren wiesen Fett, lösliche Albuminoide und Glycogen in den Fett- (und Blut-)Zellen nach.

Bei den Collembolen kommen zwei Zellarten mit ganz verschiedener Funktion im Fettkörper vor: Reservenahrungszellen und Harnzellen. Die Fettzellen bilden ein Syncytium oder sind deutlich voneinander abgegrenzt (junge Sminthuriden) und haben das gewöhnliche Aussehen (Fettropfen und eosinophile Körnchen als Einschlüsse des Cytoplasmas, von welchen die letzteren auch fehlen können, z. B. *Sminthurus*). Die Fettzellen der subepidermalen Schicht liegen den Epidermzellen unmittelbar an. Die exkretorischen Zellen gehören dem Fettkörper selbst an und liegen in ihm verstreut. Bei *Neanura* sind sehr zahlreiche Harnzellen von geringerer Größe, bei *Dicyrtoma* dagegen weniger von ansehnlicher Größe vorhanden. In jedem Strange des Fettkörpers von *Neanura* ist eine ganze Reihe von zentral gelegenen Harnzellen enthalten (Fig. 311). Nach Entfernung der Konkretionen zeigen diese Zellen einen zartwabigen Bau ihres Cytoplasmas und einen großen Kern. Denselben cytologischen Bau behalten sie bei allen (untersuchten) Collembolen. Die in Wasser löslichen Konkretionen sind in Gestalt anisotroper kristallinischer Körper mit konzentrischer Schichtung massenhaft jeder Zelle eingelagert. Bei den Entomobryiden und Sminthuriden handelt es sich um Sphärokristalle, bei *Neanura* und *Onychiurus* außer diesen um irreguläre Sphärokristalle und „Cryptokristalle". Alle bestehen aus harnsauren Salzen (Tullberg, Willem 1900, Philiptschenko 1907).

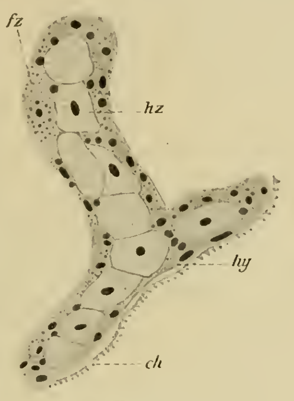


Fig. 311.
Schnitt durch den dem Epiderm anliegenden Bezirk des Fettkörpers von *Neanura*. In dem Fettsyncytium liegen größere und kleinere eosinophile Körner. Vergr. 210 : 1. (Philiptschenko 1907.)
fz Fettzellen. *hz* Harnzellen. *hy* Epiderm. *ch* Chitin.

Harnsaure Konkretionen aus dem Fettkörper der Insekten waren schon Leydig (1855) bekannt und sind seither von vielen Autoren nachgewiesen worden, deren Angaben jedoch nicht in allen Punkten übereinstimmen. So sollen nach einer Lesart die Konkretionen in denselben Zellen gefunden werden, welche zugleich auch Fett enthalten, und dieselbe Zelle soll höchstens in verschiedenen Perioden Reservenahrungsspeicher oder Harnzelle sein. Nach der anderen Lesart dagegen sind beide Zellarten dauernd verschieden (Collembola nach Philiptschenko 1907). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß beides für verschiedene Insekten tatsächlich zutrifft. So fand Philiptschenko zwar bei den Achorutiden und Entomobryiden spezifische Harnzellen, welche nicht aus Fettzellen hervorgehen; in der subepidermalen Schicht des Fettkörpers an der Dorsalseite des vierten Abdominalsegmentes von *Sminthurus fuscus* Geer treten dagegen im späteren Alter da Harnzellen auf, wo früher ausschließlich

Fettzellen vorhanden waren, die sich also sekundär in Harnzellen verwandelt haben müssen.

Zwischen den Fettzellen der Lepismatiden (*Ctenolepisma*), die übrigens nur Fett und keine eosinophilen Körnchen enthalten, finden sich Exkretzellen zerstreut, welche mit kugligen Konkretionen von konzentrisch geschichtetem Bau (Sphärokristallen) angefüllt sind (Philiptschenko 1907).

Die Harnzellen des Fettkörpers haben bei den pterygoten Insekten eine weite Verbreitung. Nach Berlese können die Exkrete in den Fettzellen selbst neben Fettkügelchen liegen und sind also nicht unbedingt an besondere Harnzellen gebunden (Dipteren-, Lepidopteren- und Coleopteren-Puppen; *Aphodius*-Imago, Neuroptera). Bei den Hymenopteren sind besondere Harnzellen vorhanden. K. Samson (1908) fand bei *Heterogenea limacodes* Hufn. (Lepidoptera) Kristalle zuerst bei einer 30 Tage alten Puppe, deren Vasa malpighii schon wieder tätig sind. „Zuerst liegen einige Kristalle verstreut in einer Fettzelle zugleich mit kleinen

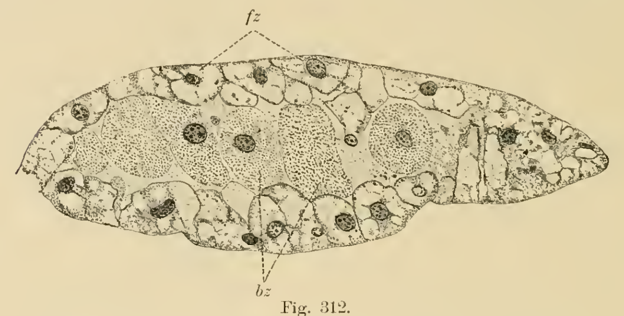


Fig. 312.
Fettkörperanschnitt von *Periplaneta orientalis* L., vergr. (K. C. Schneider 1908.)
fz Fettzellen. *bz* Bakterioidzellen.

körnigen Konkrementen. Sie treten dann in sämtlichen Zellen eines Fettlappens auf, in dem bald keine Fettvakuolen mehr zu erkennen sind. Damit ist aber die Harnanhäufung in diesen Zellen nicht beendet, sondern sie schreitet fort, bis eine festgepreßte Masse zustande kommt, in der weder Plasma noch Kerne zu sehen sind. Es legen sich um die Haufen, die die Form des ursprünglichen Fettlappens bewahren, Bindegewebszellen herum, wahrscheinlich um ein Auseinanderfallen zu verhüten. Ich kann nach diesen Beobachtungen Berlese's Ansicht nicht teilen, daß es sich hier nur um ein Stoffwechselprodukt des Fettes handelt, sondern ich sehe die Fettzellen als selbständige Exkretionsorgane an, die einen eigenartigen Funktionswechsel durchmachen und die Aufgabe der larvalen Vasa malpighii übernehmen, deren quadratisch oblonge Kristalle denen des Fettkörpers völlig gleichen" (Samson). Der Verbleib dieser Konkremente in späteren Stadien wurde nicht ermittelt.

An jedem Lappen oder Strang des Fettkörpers von *Periplaneta* unterscheidet Schneider (1908) eine Außenschicht von Fettzellen (Fig. 312), die zugleich auch als Exkretionszellen funktionieren, indem sie Exkretstoffe in sich aufspeichern (Speichernieren). Bei ganz jungen Blattiden (ja selbst schon bei Embryonen von *Phyllodromia germanica* L.

nach Patten) sind schon Exkrete in den Fettkörperzellen nachweisbar. Die Zellen und ihr Inhalt vermehren sich metembryonal progressiv derart, daß bei den erwachsenen Tieren der Fettkörper nur noch eine enorme Ansammlung von Uraten darstellt, während die Fettzellen fast ganz verschwunden sind. Bei allen anderen Orthopteren findet man exkretorische Zellen (Speichernieren) des Fettkörpers wenigstens in den peripherischen Partien. Die Menge der Urate wechselt sehr in den verschiedenen Familien: sie sind sehr reichlich bei den Forficuliden, Grylliden, Locustiden und besonders bei den Blattiden vorhanden; spärlicher finden sich die Harnzellen bei den Mantiden, Acridiiden und besonders bei *Gryllotalpa*; auch hier sind die Konkretionen viel kleiner. In die Leibeshöhle injizierte Farbstoffe (mit Ausnahme von Vesuvin) werden von diesen Zellen nicht aufgenommen. Eine Entfernung der Urate aus dem Fettkörper findet weder während der Häutungen, noch überhaupt zu irgendeiner Zeit statt (Cuénot 1896 z. T. gegen Fabre).

Die Bakterioidzellen liegen zentral, von Fettzellen umlagert (Fig. 312), oft in einer Reihe angeordnet oder reichlicher gehäuft, fehlen aber bisweilen auch ganz. Sie sind elliptisch, abgerundet, und ihr Plasma ist von schwach S-förmig gekrümmten, bakterienartigen Gebilden mit dunkel färbbarer Rinde und heller Achse erfüllt, welche Teilungsfähigkeit besitzen. Die Bakterioidzellen fand zuerst Blochmann (1892) im Fettkörper von *Phyllodromia*, *Blabera* und *Periplaneta*. Cuénot (1896) wies sie für *Ectobia* nach. Die in ihnen enthaltenen Körperchen (mutmaßlich Bakterien) zu kultivieren, gelang nicht. Cuénot hält sie für Zellprodukte, welche sich mit Kernfarbstoffen tingieren. Henneguy (1904) fand sie auch bei Aphiden. Conte und Faucheron (1907) konstatierten in den Fettzellen von *Lecanium hemisphaericum* Targioni-Tozzetti (Coccidae) zahlreiche Körperchen, welche der Hefe gleichen und allem Anscheine nach regelmäßig vorkommen, ohne dem Tier zu schaden. Bei anderen *Lecanium*-Arten sowie bei *Pulvinaria floccifera* Westwood wurden diese Körperchen ebenfalls nachgewiesen (vgl. Pseudovitellus und Šulc 1910).

Der Fettkörper bedingt bei vielen Insekten mit zarter unpigmentierter Cuticula (Larven) teilweise oder vorwiegend die Färbung des Körpers. Träger des Farbstoffes sind, wie es scheint, niemals die Fettzellen selbst, sondern ihre Einschlüsse. Das Fett besitzt eine gelbliche bis orangegelbe, weißliche oder grünliche Färbung.[1]) — Der Fettkörper pflegt mehr oder minder reich mit Tracheen versorgt zu sein. Bei den Lamellicornia verwächst er mit dem Epithel der größeren Tracheenstämme und der Tracheenblasen (vgl. Tracheenendigung).

Hinsichtlich der Physiologie des Fettkörpers ist es von Bedeutung, daß Koschevnikov (1900) bei *Apis mellifica* L. eine absorbierende Tätigkeit konstatieren konnte. Er mischte der Nahrung Ferr. sesquichloratum in sehr geringer Menge bei, trennte nach einiger Zeit Stücke des Fettkörpers heraus, wusch sie in einer Lösung von Ferrocyankalium und legte sie in angesäuerten (Salzsäure) Alkohol (oder Wasser) oder in eine saure Konservierungsflüssigkeit. In den Fettzellen (nicht in den Pericardialzellen und Oenocyten) bildete sich ein Niederschlag von Berliner Blau.

Die Fettzellen können sich karyokinetisch vermehren, ohne vorher

[1]) Nach F. G. Kohl (Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Leipzig 1912.) wären die sogen. Lipochrome zum Teil in Fett gelöste Carotine.

embryonalen Charakter angenommen zu haben (de Sinéty). Ihre Vermehrung (Fig. 313) scheint (immer?) an der Hand der Larvenhäutungen vor sich zu gehen. Berlese (1901) konstatierte sie während der Häutung der Larve von *Sericaria* (*Bombyx*) *mori* L., Poyarkoff (1910) unmittelbar vor der Häutung bei der Larve von *Galerucella crataegi* Bach Johann (Coleopteren). Sie findet auf karyokinetischem Wege statt, ohne daß die Einschlüsse der Zelle vorher verschwinden (Fig. 314).

Der Fettkörper der Imago soll nach einigen Autoren direkt vom Ektoderm, nach anderen vom Mesoderm abstammen. Bei *Apis mellifica* L. werden nach Koschevnikov (1900) während der Nymphose keine neuen Fettzellen gebildet, die imaginalen gehen vielmehr aus den larvalen hervor. Nach Rössig (1904) entstehen bei den Gallwespenlarven während der Metamorphose neue Fettzellen. Noch bevor sich die Larve zur Verpuppung anschickt, sieht man von umschriebenen Stellen des Epiderms aus rechts und links unterhalb der Seitenlinie der Abdominalsegmente oenocytenähnliche Gebilde sich erheben und zu einer Größe von ca. 30—50 μ heranwachsen: die jungen (imaginalen) Fettzellen. Sie entstehen aus dem Epiderm, wie deutliche Kernteilungsfiguren beweisen. So lange die heranwachsenden Zellen die Größe von 30 μ noch

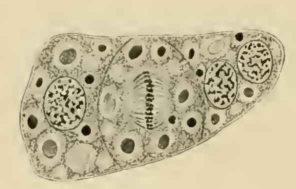


Fig. 313.
Gruppe von Fettkörperzellen, deren eine in Teilung. Vergr. 800 : 1. (de Sinéty 1901.)



Fig. 314.
Karyokinese einer Fettzelle der alten Larve von *Galerucella crataegi* Bach Johann. Vergr. 1 : 1100. (Poyarkoff 1910.)

nicht überschritten haben, ähneln sie nach Gestalt und Färbung ganz den Oenocyten; dann aber beginnt ihre Umbildung zu typischen Fettzellen. Mit dieser Beobachtung steht Rössig in Einklang mit Berlese und Schäfer. Pérez (1910) findet dagegen, daß bei *Calliphora* (Musciden) der imaginale Fettkörper vom Mesoderm der epidermalen Imaginalscheiben ausgebildet werde (vgl. Metamorphose).

„Pseudovitellus" der Homopteren.

Im Abdomen der Aphiden liegt eine dunkelgrün gefärbte Zellmasse, die von Huxley und Lubbock als „Pseudovitellus" bezeichnet wurde. Leydig ließ sie zum Aufbau der vegetativen Organe bestimmt sein, Metschnikow schreibt ihr als „sekundärem Dotter" Bedeutung für die Entwicklung zu. Witlaczil weist diese Auffassung zurück und kommt zu der etwas seltsamen Ansicht, daß der Pseudovitellus wahrscheinlich den degenerierten Vasa malpighii entspreche. — Der rätselhafte Körper ist eine solide großzellige Masse in Form zweier jederseits im Abdomen gelegener, hinten über dem Enddarm miteinander vereinigter Stränge, welche von einer Hüllhaut (Tunica propria) umgeben sind (Witlaczil

1882). Bei der jungen *Trama troglodytes* Heyden bildet der Pseudovitellus drei Schnüre, eine mittlere größere ventral vom Rückengefäß und zwei kürzere, welche im 5.—6. Abdominalsegment sämtlich miteinander verschmelzen. Der „sekundäre Dotter" wird bei dem Wachstum des Insekts von vorn nach hinten resorbiert und findet sich bei älteren Tieren nur noch in Form zweier kleiner Zellballen seitlich vom Enddarm im 5. bis 6. Segmente, deren Zellen deutliche Merkmale des Zerfalls tragen (Mordwilko 1895).

Der Pseudovitellus der Blattläuse entsteht schon im Ei als Auswuchs des Ovarialepithels, welcher in das Eierstocksei hineinwächst und gleichsam als Fremdkörper in ihm liegen bleibt. Er besteht aus sehr großen Zellen mit meist abgeplattetem, polymorphem Kern; ihr Cytoplasma enthält zahlreiche dicht gedrängte Körnchen, die sich in nicht bekannter Weise zu vermehren vermögen. Der Pseudovitellus bleibt so lange erhalten, wie Eier und Embryonen produziert werden, und dient wohl zu deren Ernährung, indem er die Nährstoffe nicht nur

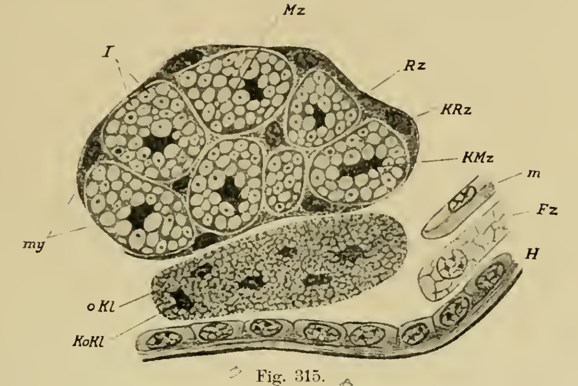


Fig. 315.
Mycetom aus einem Querschnitt durch *Ptyelus lineatus* L. Vergr.
(Šulc 1910.)

Fz Fettkörper. *H* Epiderm. *I* „Inclusionen", „Granula" etc., eigentlich die Markzellen bewohnende Saccharomyceten. *KoKl* Kerne des ockergelben Klumpens. *KRz* Kerne der Rindenzellen. *KMz* Kerne der Markzellen (*Mz*). *m* Muskel. *my* Mycetom. *oKl* ockergelber Klumpen. *Rz* Rindenzelle.

aufspeichert, sondern in bestimmter Weise für ihre spezielle Verwendung vorbereitet. Er ersetzt somit wahrscheinlich die Nährzellen der Eier, welche da fehlen, wo er entwickelt ist (Flögel 1904-05).

Bei den Psylliden hat der Pseudovitellus dieselbe Form und Lage wie bei den Aphiden, ist aber braun gefärbt und besteht aus größeren und kleineren, unter sich etwas verschiedenen Zellen (Witlaczil 1885).

In neuester Zeit erschien eine Arbeit von Šulc (1910), welche den Pseudovitellus der Homopteren als Wohnstätte symbiontischer Saccharomyceten nachweist. Er untersuchte vornehmlich die Larven von *Ptyelus* (*Philaenus*) *lineatus* L., deren Pseudovitellus schon äußerlich als karminroter elliptischer Fleck sichtbar ist, der sich beiderseits im Abdomen oberhalb der sog. Tergitwülste vom Ende des dritten bis zum Anfange des sechsten Tergits erstreckt. Die beiden Hälften des paarigen Organs

sind nicht miteinander verbunden und das einzelne Organ zeigt sehr variable Form. Eine Verbindung mit anderen Organen des Körpers besteht nicht. Ein kleiner oberflächlich gelegener Klumpen des sonst karminroten Pseudovitellus ist ockergelb gefärbt; seine Färbung rührt von kleinen, punktartigen, netzartig angeordneten Körnchen her. Die Hauptmasse des Pseudovitellus ist bald intensiv karminrot, bald schwach rosa gefärbt; diese Verschiedenheit wird durch das Verhalten der seine Oberfläche bedeckenden, amoeboiden Pigmentzellen hervorgerufen: diese bilden eine Rindenschicht, deren reich pigmentierte Zellen sich den Markzellen dicht anlegen und in deren interzelluläre Räume amoeboide Ausläufer entsenden oder zum Teil auch ganz in die Markzellenschicht einwandern. Diese besteht aus großen polygonalen Zellen (Fig. 315) mit je einem großen mittelständigen Kern, deren Cytoplasma von symbiontischen Saccharomyceten vollständig erfüllt ist. Šulc nennt diese Zellen „Mycetocyten" und schlägt für den Pseudovitellus die Bezeichnung „Mycetom" vor. Die Symbionten des karminroten Teiles nennt er Cicadomyces Ptyeli lineati forma I, die des kleineren, ockergelben Teiles Cicadomyces Ptyeli lineati forma II. Über die Bedeutung dieser Pilze für die Tiere vermag Šulc vorläufig nur Vermutungen zu äußern. Jedenfalls zeigen aber seine sehr dankenswerten Untersuchungen den Pseudovitellus in einem ganz neuen Lichte.

9. Leuchtorgane.

Leuchtvermögen ist bei einer größeren Anzahl von Insekten konstatiert worden. Nach Kerville (1893) leuchten: *Lipura, Caenis, Ceraplatus, Chironomus, Culex, Phengodes, Zarhipis, Photuris, Luciola, Megalophthalmus, Amythetes, Phosphaenus, Lamprorhiza, Lampyris, Pelania, Lamprophorus, Aspidosoma, Crathomorphus, Photinus, Lucidota, Lucernula, Cladodes, Lamprocera, Pyrophorus, Physodera.*

Am eingehendsten sind wir über die Lampyriden (Coleopteren) unterrichtet, welche von vielen Autoren untersucht worden sind, ohne daß übrigens die Resultate in allen Punkten übereinstimmen. Nach Bongardt (1903) trägt das Männchen von *Lampyris splendidula* L. seine Leuchtorgane an der Ventralseite des vorletzten und drittletzten Abdominalsegments unmittelbar unter dem Epiderm und der durchsichtigen Cuticula. Das Weibchen besitzt ein großes Leuchtorgan an der Ventralseite des 6. Abdominalsegments, außerdem zwei (selten drei) kleine ventral am 5. Abdominalsegment und ein kleines in der Medianlinie des 3. Abdominalsegmentes; schließlich liegen noch in jedem Abdominalsegment mit Ausschluß der beiden letzten rechts und links ein knollenförmiges Leuchtorgan an der Dorsalseite der Seitenzipfel der Pleuren. In ähnlicher Lage wie die knollenförmigen Leuchtorgane des Weibchens findet man die der Larven, welche auch im Winter leuchten.

Bei *L. noctiluca* L. sind im Gegensatz zu *L. splendidula* L. die Leuchtorgane von pigmentiertem Chitin bedeckt und leuchten daher schwächer. Sie liegen als ovale Körper im letzten Abdominalsegment. Das Weibchen trägt je ein fast die ganze Ventralseite einnehmendes Leuchtorgan am 5. und 6. Segmente des Abdomens, deren jedes durch sechs Muskelbündel in sieben Lappen zerlegt wird (Fig. 316). Ferner liegen noch je ein kleines Leuchtorgan an den ventralen Rändern des 7. Segmentes und zwei kleine median hintereinander an der Ventralseite des vierten Abdominalsegmentes.

Die beiden Leuchtorgane der Larve von *Phosphaenus hemipterus* Goeze liegen als zwei kleine Knollen von Stecknadelkopfgröße jederseits am Seitenrande des vorletzten Abdominalsegmentes; eine ähnliche Lage an demselben Segmente haben sie bei der Larve von *Lampyris noctiluca* L. (Bongardt 1903).

Die Leuchtorgane von *Luciola italica* L. bilden in jedem der beiden letzten Abdominalsegmente des ♂ eine Platte, die vielleicht ursprünglich paarig war und erst sekundär durch Verschmelzung unpaar wurde. Bei dem ♀ ist jederseits am 5. Abdominalsegment eine kleine rundliche Leuchtplatte vorhanden. In beiden Geschlechtern liegen die Leuchtplatten unmittelbar unter dem Epiderm und zeigen in ihrem Bau keine Verschiedenheit. Man kann an jeder Leuchtplatte eine ventrale ziemlich durchsichtige und eine undurchsichtige kreideweiße dorsale Schicht unterscheiden, in welcher sehr weite Tracheenstämme mit vornehmlich horizontal streichenden Verzweigungen verlaufen; von diesen steigen feine Zweige senkrecht zur Ventralseite ab, dringen in die durchscheinende Schicht ein und reichen mit ihren Verästelungen bis zu der Fläche, welche der Haut anliegt. Die Tracheen besitzen hier keinen Spiralfaden, sondern Leisten von querem, unregelmäßigem Verlauf. Die Wand der feinsten Endkapillaren ist völlig glatt, ihr Lumen nicht mit Luft, sondern mit Flüssigkeit gefüllt. In der ventralen Schicht sind die Tracheen von zylindrischen Läppchen umgeben, welche Emery als Syncytium auffaßt und den M. Schulzeschen Tracheenendzellen gleichsetzt. Diese sind durch eine Lage von „Parenchymzellen" voneinander gesondert und reichen bis zum Epiderm. Die dorsale kreideweiße Schicht besteht aus den „Parenchymzellen" ähnlichen Komponenten, welche reich an Uratkonkrementen (nach Kölliker harnsaurem Ammoniak) sind. Diese Konkremente sind übrigens den Leuchtorganen nicht speziell eigen, sondern finden sich, wie wir sahen, im Fettkörper vieler Insekten. Das Leuchtorgan scheint einer umgewandelten Partie des Corpus adiposum zu entsprechen, d. h. aus diesem hervorgegangen zu sein. Die leuchtende Verbrennung findet an der Grenze zwischen dem „Tracheenzellenzylinder" und den „Parenchymzellen" statt; in welchen von beiden,

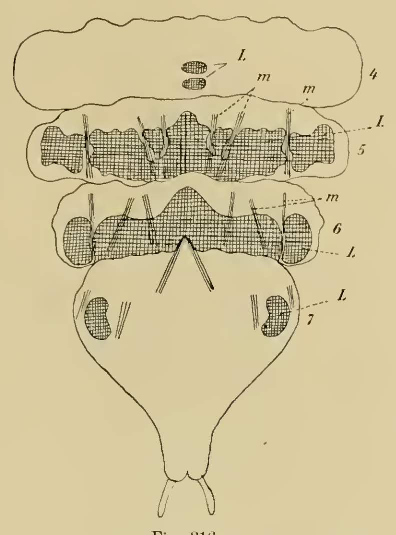


Fig. 316.
Lampyris noctiluca L. ♀. Vergr. 15:1. (Bongardt 1903.)
Ventrale Seite mit den Leuchtorganen (*L*). *m* Muskeln. *4—7* viertes bis siebentes Abdominalsegment.

vermochte Emery nicht zu entscheiden, vermutet aber, daß sie an der Oberfläche der Parenchymzellen vor sich gehe, jedoch außerhalb ihrer Substanz selbst. Die Parenchymzellen sondern wahrscheinlich den Leuchtstoff ab, welcher von der Tracheenendzelle aufgenommen und mittels des Sauerstoffes der Tracheenlumina verbrannt wird (Emery 1884).

Die beiden Lagen, aus welchen die beschriebenen Leuchtorgane bestehen, scheinen bei den knollenförmigen Leuchtorganen zu fehlen (Wielowiejski, Bongardt). Die Verteilung der Tracheen in den beiden Schichten gibt Fig. 317 wieder. Auf der Spiralfalte größerer Tracheenstämme stehen feine, einfache oder verzweigte, proximalwärts gerichtete Chitinhaare. Jeder in das Leuchtorgan eintretende Tracheenstamm ist von einem Nerven begleitet; die Enden der Tracheen laufen in eine scherenförmige Zelle aus, welcher die Leuchtzellen anliegen (Fig. 318). Die Ausläufer der Tracheenendzellen sind weit zu verfolgen und ziehen zwischen den Grenzen der Leuchtzellen hin oder anastomosieren miteinander. Das ganze Leuchtorgan durchzieht ein Netz von Fortsätzen der Tracheenendzellen. Hinsichtlich der weiteren Einzelheiten muß auf Bongardt verwiesen werden. — Die Nerven für die Leuchtorgane der ♂♂ von *Lampyris splendidula* L., der Larven von *L. noctiluca* L. und *Phosphaenus hemipterus* Goeze und der ventral gelegenen der ♀♀ von *L. splendidula* L. entspringen aus den letzten Ganglien des Bauchstranges und treten von der Dorsalseite in die Leuchtapparate ein. Die Nerven für die knollenförmigen seitlichen Leuchtorgane der ♀♀ und Larven von *L. splendidula* L. nehmen dagegen ihren Ursprung aus den Ganglien der entsprechenden Segmente und treten von der ventralen Seite aus in das Organ ein. Die Nerven sind regelmäßig von einem Tracheenstamm begleitet und verbreiten sich in den Organen wie die Tracheen, welchen sie eng apponiert bleiben und an deren Endzellen sie herantreten (Bongardt).



Fig. 317.
Querschnitt durch ein Leuchtorgan des ♂ von *Lampyris splendidula* L. zur Demonstration der Verteilung der Tracheenkapillaren in der durchsichtigen *(H)* und undurchsichtigen Schicht (*d*). Vergr. ca. 215 : 1. (Bongardt 1903.)

Tr Tracheenstämmchen. *Kp* Tracheenkapillaren. *qu* Querschnitte durch diese. *K* Kerne.

Schon Forster (1782) fand, daß die Lampyriden in Sauerstoff intensiver leuchten, als in der Atmosphäre. Spalanzani bemerkte eine Steigerung des Leuchtens nach Reiz durch eine Nadel, und Macaire (1822) beobachtete, daß der galvanische Strom *Luciola italica* L. zu inten-

siver Lichtproduktion veranlasse; daß in indifferenten Gasen; Öl und fetten Stoffen sowie in einer Temperatur von mehr als 52° C und weniger als 12° C das Leuchten aufhört und daß das Leuchtvermögen durch Chlor, Salpetersäure und Schwefelsäure definitiv vernichtet wird. Leydig (1857) hielt als erster die Leuchtorgane für Abkömmlinge des Fettkörpers. Kölliker (1858) sieht in ihnen einen nervösen Apparat, dessen Leuchten durch eine Eiweißoxydation unter dem Einfluß des Nervensystems zustande komme.

Diese Lichterscheinung wird nur bei der Anwesenheit von Sauerstoff beobachtet (Edwards 1863). M. Schulze findet den Ausgangspunkt des Leuchtvermögens in den Tracheenendzellen, von denen sich das Leuchten auf die Leuchtzellen verbreite. — Auf Grund seiner Untersuchung der Larven und Weibchen von *Lampyris noctiluca* L. vertritt Owsjannikow (1864) den Standpunkt, daß in den Leuchtorganen ein leuchtender Stoff aufgespeichert sei, welcher sie so lange zum Leuchten befähige, bis er verbraucht sei; auch stehe das Leuchten nicht unter dem Einfluß des Nervensystems (1868), weil es noch über $1^1/_2$ Stunde fortdaure, nachdem die Organe mit Curare und salpetersaurem Strychnin bestrichen worden sind. Dagegen betrachtet Pflüger (1875) den Leuchtstoff als reizbar und

Fig. 318.

Teil eines Horizontalschnittes durch ein Leuchtorgan des Männchens von *Lampyris splendidula* L., um die Anastomosenbildung (*As'*) der feinsten Fortsätze (*f'*) der Tracheenendzellen (*Tre*) sowie den Verlauf der Tracheenkapillaren (*Kp*) in den Tracheenendzellen zu zeigen. Vergr. ca. 750:1. (Bongardt 1903.)

Tr Tracheenstämmchen, das sich gabelt und seine Äste zu 2 Tracheenendzellen sendet. *Kn* Körnchen an den Grenzen der Tracheenendzellen; auch die feinsten Fortsätze der Tracheenendzellen *(f')* gabeln sich. *f* Fortsatz der Tracheenendzelle. *As* Anastomosenbildung der Fortsätze der Tracheenendzellen.

lebendig. Owsjannikow (1864) erklärt das plötzliche Erlöschen bei den Larven damit, daß diese ihre Leuchtorgane in die Leibeshöhle zurückziehen, wo sie durch den Fettkörper usw. bedeckt würden. Tracheenendzellen fand er nicht, ebensowenig wie Heinemann (1872) bei *Pyrophorus* (Elateridae); vielmehr sind die Leuchtzellen von Tracheenästen durchbohrt und an diesen wie Perlen aufgereiht (Heinemann, Wielowiejski 1889). Nach Jousset de Bellesme (1880) beruht das Leuchten auf Nerventätigkeit; die Temperatursteigerung wirke nicht direkt auf das Leuchtorgan, sondern versetze den Käfer in Erregung. Nach dem Wärmetod ist auch das Leuchtvermögen vernichtet. In Kohlensäure leuchten die Tiere so wenig wie in Stickstoff und Wasserstoff, die Phosphoreszenz sei ein chemischer Vorgang, der eintrete, sobald die von den Zellen produzierte Leuchtsubstanz mit Sauerstoff in Berührung komme. Der Leuchtstoff sei ein gasförmiges Zellprodukt.

Dubois (1898) stellte fest, daß die Eier der Lampyriden schon im Ovidukt und bis zum Ausschlüpfen leuchten. Bei unbefruchteten Eiern erlischt das Licht nach einigen Tagen. Die Larve von *Pyrophorus* hat ursprünglich nur ein Leuchtorgan am Kopfe, nach der zweiten Häutung treten am Abdomen mehrere undeutlich konturierte, leuchtende Stellen auf. Das Leuchtorgan des Kopfes der gereizten Larve leuchtet zuerst und erlischt zuletzt. Bei der männlichen Imago werden die larvalen Leuchtorgane nur größer, die weibliche Imago dagegen besitzt mehr Leuchtorgane als die Larve. Wie bei den Lampyriden sind auch bei *Pyrophorus* die Leuchtorgane reichlich mit stark lichtbrechenden Sphärokristallen ausgestattet. Den Prozeß der Lichterzeugung erklärt Dubois für eine energische Histiolyse, veranlaßt durch Eintritt von Blut in die Leuchtorgane, infolge deren die Sphärokristalle aufträten. Das Leuchten setzt die Anwesenheit von Wasser voraus, dessen Injektion in die Leibeshöhle toter Käfer die Lichterscheinung zur Folge hat. Selbst das aus getrockneten Leuchtorganen gewonnene Pulver leuchtet nach Anfeuchtung mit Wasser. Das Leuchten geht von Körnchen aus, welche ein Produkt der Leuchtzellen sind; sie bilden später die Sphärokristalle.

Über die Physiologie der Leuchtorgane macht schließlich Bongardt folgende Angaben: Die herauspräparierten und im Vakuum über Chlorkalcium getrockneten Organe reagieren auf keinen Reiz mit Lichterscheinungen, während nicht getrocknete Organe infolge des geringsten Reizes leuchten. Nach Benetzung mit destilliertem Wasser erfolgt intensive Lichterscheinung, ausgezeichnet durch eigentümliches Flimmern. Das Leuchten der getrockneten und dann angefeuchteten Organe hört unter der Luftpumpe auf; bei Luftzutritt erfolgt neues Aufleuchten. Dasselbe Verhalten zeigen frisch herauspräparierte Organe. Getrocknet und in (auf 1 cm Quecksilberdruck) verdünnter Luft in zugeschmolzener Glasröhre über ein Jahr lang aufbewahrt, begannen die Organe nach Anfeuchtung mit Wasser nach 12 Minuten zu leuchten. Herauspräparierte Leuchtorgane von *L. noctiluca* L. ♀, in Wasser allmählich erwärmt, zeigen eine Zunahme des Leuchtens bis zur Temperatur von etwa 40°, darauf Abnahme des Leuchtens und definitives Erlöschen bei 58° C. In erwärmtem Wasser abgetötete Käfer leuchten noch nach dem Tode weiter; erst bei 59° C hört auch das Leuchten auf. Die mit der Einwirkung von Gasen angestellten Versuche lassen kaum sichere Schlüsse zu. — Bongardt betrachtet vielleicht mit Recht das Leuchten der

Lampyriden als eine sekundäre Erscheinung, welche von der Erhaltung der übrigen verwickelten Lebensprozesse unabhängig ist, wie Pepsin und Trypsin auch ihre Eigenschaften unabhängig vom Leben und Tode des sie produzierenden Organismus beibehalten. Die Tätigkeit des Organismus ist auf die Herstellung dieser Stoffe beschränkt. Man darf annehmen, daß in den Leuchtorganen eine Substanz ausgeschieden wird, die unter Voraussetzung eines gewissen Grades von Feuchtigkeit leuchtet, nach Panceri (1872) eine klebrige, graue, nach Capronsäure riechende Masse.

Prochnow (1905) berechnete, daß 6400 helleuchtende *L. noctiluca* L. ♀ ein Licht ausstrahlen, welches dem einer Normalkerze gleich ist.

Emery (1884) sieht in dem Leuchtvermögen kein sexuelles Reizmittel für die selteneren Weibchen, sondern ein Schreck- oder Warnungsmittel gegen insektivore Nachttiere. Die Leuchtkäfer haben einen (für Menschen!) unangenehmen, kohlartigen Geruch, wenn man sie zerquetscht, aber keinen scharfen Geschmack. Nach Kerville (1893) leistet das Licht den leuchtenden Tieren Dienste bei dem Aufsuchen der Nahrung, bei dem Anlocken der Beute, bei dem gegenseitigen Auffinden, als Warner vor Gefahren und als Schreckmittel gegen Feinde. Bongardt stellte fest, daß der Leuchtprozeß nicht willkürlich von dem Träger des Leuchtorgans plötzlich unterbrochen werden könne; nach seiner Auffassung handelt es sich nicht um Schreckmittel gegen Feinde, sondern um sekundäre Geschlechtscharaktere. Die ♂♂ werden durch das Licht der ♀♀ angelockt, das ♀ leuchtet bei der Annäherung eines ♂ stärker und am intensivsten während und kurz nach der Begattung. Die ♀♀ von *L. noctiluca* L. liegen während der Flugzeit des anderen Geschlechtes stets auf dem Rücken und strecken ihr Abdomen empor; dagegen liegt das ♀ von *L. splendidula* L., dessen laterale Organe am stärksten leuchten, nie auf dem Rücken.

Es wurde schon bemerkt, daß auch bei anderen Insekten eine mehr oder minder lebhafte Phosphoreszenz beobachtet wurde. Sie scheint namentlich bei den Collembolen ziemlich verbreitet zu sein; über ihr Zustandekommen bei diesen Tieren liegen indessen nähere Angaben nicht vor (vgl. Ludwig 1905).

Bekannt ist ferner seit langer Zeit das Leuchten der *Chironomus*-Arten. Peter Schmidt (1895) beobachtete es an männlichen und weiblichen Individuen von *Chironomus intermedius* St., welche ein sehr starkes, etwas grünlich phosphoreszierendes Licht ausstrahlen, das vollkommen dem Lichte von *Lampyris* gleichen, sich aber durch seine Kontinuität und Gleichmäßigkeit wesentlich von ihm unterscheiden soll. Selbst angerührt oder sogar in Alkohol geworfen verharren die Tiere dennoch im Leuchten und können augenscheinlich ihr Licht weder vermindern noch aufhören lassen. In Alkohol leuchten die *Chironomus* noch 3—4 Stunden. Ich selbst konnte das Leuchten noch stundenlang post mortem beobachten und fand wiederholt tote oder sterbende Tiere nachts in diesem Zustande. Die von Schmidt vertretene Auffassung, daß hier die Lichtquelle in leuchtenden Mikroorganismen zu suchen sei und das Leuchten auf einer Infektionskrankheit beruhe, hat um so mehr für sich, als die leuchtenden Individuen einen entschieden pathologischen Eindruck machen.

10. Oenocyten.

Die Oenocyten sind ursprünglich segmental (Lepidopterenraupen, Formicidenlarven) oder (sekundär) diffus im Fettkörper verteilte Zellen ektodermalen Ursprungs (z. B. *Torymus nigricornis* Boh., Chalcididen). Da sie nicht frei, sondern fixiert in der Leibeshöhle liegen, sind sie den freien Haemocyten nicht zuzurechnen. Man findet sie im Abdomen der Larven und Imagines jederseits zwischen Darm und Haut (Fig. 319), bei *Rhodites rosae* L. nach Rössig z. B. zwischen Fettkörperzellen fest eingelagert, bei der Raupe von *Bombyx mori* L. dagegen unter und hinter den Spiraculis der Abdominalsegmente, wo sie wie die Beeren einer Traube einem verzweigten Tracheenstamm ansitzen (Verson 1900), wogegen P. Schulze (1911)[1] nur eine topographische Beziehung, aber keinen festeren Zusammenhang der Oenocyten mit den Tracheen beobachten konnte. De Sinéty (1902) fand diese Zellen bei den Phasmiden nur am Epiderm, niemals im Fettkörper. Nach Weißenberg (1906) sind sie bei Chalcididen nicht auf das Abdomen beschränkt und fast regelmäßig von Leukocyten umgeben (vgl. auch Berlese). Bei der Larve von *Formica rufa* L. fand sie Pérez (1901) in Gruppen zu 15—20 Zellen in der Nachbarschaft der schiefen Muskeln der Abdominalsegmente.



Fig. 319.
Querschnitt durch *Dryophanta divisa* Hart. Oenocyten und Malpighische Schläuche ineinandergepreßt. Vergr. 450 : 1. (Rössig 1904.)

MG Vasa malpighii. *S* Sekret. *Oe* Oenocyten. *Ml* Muskel. *Spdr* Speicheldrüsen. *G* Ganglion. *md* Mitteldarm.

Die Oenocyten wurden zuerst von Wielowiejski (1886), der sie bei Dipteren, Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Hemipteren nachwies, mit dem seither eingebürgerten Namen belegt.[2]) Von Wheeler (1892) bei Orthopteren, Neuropteren u. a. Insekten, von Heymons (1895) bei Forficuliden und weiterhin von vielen Autoren bei zahlreichen Insekten beobachtet, scheinen diese Zellen allen Pterygoten zuzukommen und nur den Apterygoten zu fehlen.

Die Anzahl der Oenocyten ist bei der jungen Larve noch sehr gering (4—8), ihr Plasma nimmt nur wenig Karmin auf und erscheint auffallend hell. Wie ihr chromatinreicher Kern wachsen sie zu beträchtlicher Größe heran und machen dabei gewisse Veränderungen durch. Ihre Vermehrung erfolgt auf amitotischem Wege. Dabei erscheint ihre Anzahl nicht konstant, sondern kann sogar bei Individuen derselben Art, ja bei demselben Tier in beiden Körperhälften verschieden sein (Rössig 1904). Nach P. Schulze[1]) bleibt die Anzahl der Oenocyten bei *Papilio* während des ganzen Larvenlebens konstant, und es findet nur ein Wachstum ohne Vermehrung statt.

Die Oenocyten sind auffallend groß (bis ca. 175 μ), ihr Cytoplasma erweist sich als acidophil und erscheint bald fast homogen, bald reich-

[1]) Mündliche Mitteilungen.
[2]) Wegen ihrer weingelben Farbe bei den *Chironomus*-Larven.

lich von Vakuolen durchsetzt. Schulze (1911) fand bei *Papilio* Vakuolen nur in den Oenocyten der ganz jungen Larven. In ihrer Form passen sie sich dem vorhandenen Raum an oder sind kuglig. Ihr sphärischer, gewöhnlich wohl in der Einzahl vorhandener Kern (gelegentlich wurden zweikernige Oenocyten beobachtet) enthält einen oder mehrere Nucleoli, die auch ganz fehlen können (Schulze). — Die Oenocyten vermögen nicht nach Art der Phagocyten Fremdkörper aufzunehmen und sind nur in geringem Maße amoeboid. Rössig konnte Einschlüsse (Urate) in einem Falle nachweisen, Weißenberg (1906) fand solche in peripherischer Lage als Scheiben (auf Schnitten) oder Kügelchen einer glänzenden Substanz (keine Urate). Koschevnikov (1900) sah in den Oenocyten der Biene gelbe bis bräunliche Pigmente, welche sich allmählich mit fortschreitendem Alter anhäufen. Bei jungen Arbeitern und Königinnen fehlen diese Einschlüsse noch durchaus; bei der alten Arbeiterin sind sie reichlich vorhanden, aber nie in solcher Menge wie bei der alten Königin. Bei zweijährigen oder älteren Königinnen lagern sich diese Pigmente in geringeren Mengen auch im Fettkörper ab. Koschevnikov faßt sie als Ausscheidungsprodukte auf, welche aus dem Blute von den Oenocyten (und Fettzellen) aufgenommen würden.

Die Vermehrung der Oenocyten soll durch direkte Kernteilung erfolgen. Bei den Larven sind sie größer als bei den Imagines. Ihre Herkunft ist nach den übereinstimmenden Angaben vieler Autoren ektodermal. Sie entstehen streng metamer aus einer hinter den Abdominalstigmen gelegenen Partie des Hautepithels. Die Ansichten der Autoren gehen auseinander mit Rücksicht auf die Frage, ob die larvalen Oenocyten die Puppenperiode überdauern und mit den imaginalen identisch seien oder nicht. In gewissen Fällen sollen sie während der Nymphose verschwinden (bei *Lasius flavus* Deg. nach Karawajew 1898, bei *Apis mellifica* L. nach Koschevnikov 1900 und Anglas 1902-03, bei *Vespa* nach Anglas 1902-03), in anderen Fällen dagegen erhalten bleiben (*Apis* und *Vespa* nach Anglas 1901, Berlese 1899—1902, Diptera nach Vaney 1902). Die jungen Oenocyten der Imago sind den jungen Fettkörperzellen sehr ähnlich und entstehen wie diese aus Epidermzellen durch mitotische Teilung, jedoch etwas später (erst in der Puppe) und können längere Zeit zu Gruppen (Syncytien) vereinigt bleiben (Rössig 1904). — Die Angaben von Berlese und Pérez (1903) über das Verhalten der Oenocyten der Formiciden während der Nymphose stimmen wesentlich darin überein, daß die großen larvalen Oenocyten bei dem Beginn der Metamorphose infolge amitotischer Teilung in zahlreiche amoeboide Zellen von geringer Größe zerfallen und sich in der Leibeshöhle ausbreiten. Unter fortgesetzter amitotischer Vermehrung gelangen sie zwischen verschiedene Organe und in das Innere von Fett- und Epidermzellen. Sie liegen diffus im Fettkörper verteilt und werden zu den imaginalen Oenocyten. — Weißenberg (1906) läßt die imaginalen Oenocyten als zweite Generation „aus segmental angeordneten, dicht hinter den Abdominalstigmen in Imaginalscheiben eingelassenen Zellkomplexen" hervorgehen. Der größte Teil der larvalen Oenocyten geht während der Nymphose zugrunde, ein kleiner Teil erhält sich wahrscheinlich bei der Imago. P. Schulze (1911) fand dagegen, daß die larvalen Oenocyten von *Papilio* während der Nymphose sich einzeln oder zu mehreren sekundär dicht an die Tracheen anlegen, diese umfassen, in der Umgebung des jetzt regelmäßig nach der Trachee hin ausgezogenen Kerns (nach Behandlung mit Pikroindigkarmin-Magentarot)

bräunlich gefärbte Granula in dem grünlichen Cytoplasma erkennen lassen und dann histiolytisch zugrunde gehen, ohne daß es zur Ausbildung neuer imaginaler Oenocyten kommt.

Über die Physiologie der Oenocyten ist nichts Sicheres bekannt. Eine sekretorische Tätigkeit nehmen Verson, Rössig und Weißenberg an; Koschevnikov sieht in ihnen Exkretionsorgane.[1])

[1]) Während der Drucklegung erschien eine Abhandlung E. Verson's (Zool. Anz. Bd. 38, Nr. 11, 12; 1911) „Zur Kenntnis der Drüsenzellen (sogenannter innerer Sekretion), welche in den Blutlacunen der Insekten vorkommen", auf welche hier nur aufmersam gemacht werden kann. — Ferner kam Stendell (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 102, S. 136—168, 1912) nach Untersuchung der Oenocyten von *Ephestia kühniella* Zeller und einiger Makrolepidopteren zu Resultaten, die wir kurz wiedergeben wollen. Die larvalen Drüsenzellen legen sich im Embryo ventral von den Stigmen des 1.—7. Abdominalsegmentes an. Beim alten Embryo gehen sie teilweise zu Grunde, vermehren sich dann nach dem Ausschlüpfen der Larve anfangs nur wenig und ziehen sich dabei bandförmig an der Segmenttrachee entlang, wobei sie sich vom Spiraculum entfernen; im mittleren Larvenalter geben sie die Bandanordnung auf, um, in unregelmäßigen Gruppen ventral und etwas caudal vom Stigma, stets aber in der Nähe der Trachee gelegen, von Tracheenröhrchen umsponnen nnd teilweise auch durchbohrt zu werden. Die Zellen dieser 5—8 Individuen umfassenden Gruppen wachsen sehr stark (bis 200 μ) und erreichen in der jungen Puppe ihre Maximalgröße, um dann rapide chromatolytisch zugrunde zu gehen. Der jungen Imago fehlen sie demnach. — Die larvalen Oenocyten zeigen deutliche Sekretionsvorgänge, indem sie vom Kern aus durch das Cytoplasma ein Sekret austreten lassen; dieses erscheint in der Regel in Gestalt stärker lichtbrechender Tröpfchen (nach der Fixierung) oder auch nur in Form von zuerst im Kern auftretenden Hohlräumen, wobei der Kern prall abgerundet ist. Bald danach treten die Tröpfchen in das Cytoplasma über, welches sie peripheriewärts durchwandern; der Kern zeigt sich jetzt zusammengezogen und entsendet Zipfel in das Zellplasma; weiterhin kehrt die Zelle dann wieder in den Ruhezustand zurück, der Kern rundet sich ab, im Zellleib fehlen Einschlüsse. — Neben den deutlich hervortretenden Tröpfchen wird (durch die Färbung) eine Durchtränkung des Plasmas mit einem Sekret sichtbar, das, anfangs basophil, später acidophil wird, während das Sekret in Tröpfchenform ungefärbt bleibt. Bei der alten Larve und namentlich bei der jungen Puppe wurde beobachtet, daß die Vacuolen zu Kanälen zusammenfließen, die dann später untereinander anastomosieren und deltaförmig aus der Zelle austreten. Diese in mehreren Phasen vor sich gehenden Sekretemissionen weisen nicht die von Verson beschriebene Regelmäßigkeit auf. Die Tatsache, daß sich die Zellen stets an den Tracheen oder in ihrer unmittelbaren Nähe vorfinden, läßt darauf schließen, daß sie zu ihrer Funktion des Sauerstoffes bedürfen. — Die postlarvalen Zellen nehmen zu der Zeit, in welcher sich die Larve einspinnt, aus dem Epiderm in der Weise ihren Ursprung, die u. a. von Weißenberg beschrieben worden ist. Der Ort und die Art ihrer Anlage sind bei *Ephestia* dieselben wie die der larvalen Drüsenzellen, die Herde finden sich weit ventral von und in keinem Zusammenhange mit dem Spiraculum in einer Segmentnische. Die Zellplatten legen sich im 2. bis 5. Abdominalsegment mit je 30—40 Elementen an, und die postlarvalen Zellen bieten von Anfang an ein anderes Bild als die larvalen. Sie liegen in einschichtiger Lage eckig gegeneinander abgeplattet dem Epiderm anfangs noch unter der Basalmembran an, vermehren sich bald reichlich amitotisch und bilden vorübergehend Syncytien. Diese Gruppen von 150 und mehr Zellen, die selten die Grösse von 30 μ überschreiten, bleiben zunächst an der Körperwand liegen, um sich erst bei der Imago in zusammenhängenden Gruppen abzulösen, ohne sich weit von ihrem Ursprungsorte zu entfernen und ohne mit Tracheen in innige Verbindung zu treten. Ihr Plasma ist homogen, ihr Kern abgerundet. Sekretionsvorgänge nach Art der larvalen Oenocyten, wenn auch weit weniger intensiv, wurden ebenfalls beobachtet. Stendell spricht sich schließlich dahin aus, daß die biologischen Eigentümlichkeiten der Lepidopteren die Verschiedenheit der beiden Oenocytengenerationen hervorgerufen haben.

Literaturverzeichnis.

Agassiz, L. On the circulation of the fluids in Insects. Proc. Amer. Assoc. for the Advanc. of Science. 2. Meet. 1849.

— Note sur la circulation des fluids chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 3. Vol. 15. 1851.

Arnhart, L. Die Bedeutung der Aortaschlangenwindungen des Bienenherzens. Zool. Anz. 30. Bd. 1906.

Bachmetjew, P. Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.

— Die Abhängigkeit des kritischen Punktes bei Insekten von deren Abkühlungsgeschwindigkeit. Ebenda. Bd. 67. 1900.

— De la temperature vitale minima chez les animaux dont la température du sang est variable. Arch. Sc. Biol. T. 8. 1901.

— Calorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.

— Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus. Bd. 1. Leipzig 1901. Bd. 2. Sofia 1907.

Balbiani. Études bactériologiques sur les Arthropodes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 103. 1886.

Behn, W. Découverte d'une circulation de fluide nutritif dans les pattes de plusieurs Insectes hémiptères. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 2. T. 4. 1835.

Bela-Dezsö. Über den Zusammenhang der Kreislaufs- und der respiratorischen Organe bei den Arthropoden. Zool. Anz. 1. Jahrg. 1878.

Bergh, R. S. Beiträge zur vergleichenden Histologie 3. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 19. 1902.

Berlese, A. Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Parte 1a. Tessuto adiposo. Riv. Pat. Veget. Firenze. Anno 8. 1901.

Blanchard, E. De la circulation chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. sér. 3. T. 9. 1848.

— Sur la circulation du sang chez les Insectes et sur la nutrition. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 28. 1849.

— Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 3. Vol. 15. 1851.

Bongardt, J. Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Z. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.

Bowerbank, J. S. Observations on the Circulation of the Blood in Insects. Entom. Mag. Vol. 1. 1833. — Müllers Arch. f. Physiol. Bd. 1. 1834.

— Observations on the Circulation of the Blood and the Distribution of the Tracheae in the Wing of *Chrysopa perla*. Entom. Mag. Vol. 4. 1837.

Bruntz, L. Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales. Arch. Zool. Expér. T. 2 (5). 1909.

— Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures. Ebenda. T. 8 (4). 1908.

— Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol. T. 20. 1903.

Burgess, E. Note on the Aorta in Lepidopterous insects. Proceed. Boston Soc. Nat. Vol. 21. 1881.

Bütschli, O. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels insbesondere der Respiration bei den Insekten. Arch. Anat. Physiol. 1874.

Carus, C. G. Entdeckung eines einfachen vom Herzen aus beschleunigten Kreislaufes in den Larven netzflügliger Insekten. Leipzig 1827.

— Fernere Untersuchungen über Blutlauf in Kerfen. Acta Acad. Leop. Carol. T. 15. Part. 2. 1831.

Conte, A. et L. Faucheron. Présence de levures dans le corps adipeux de divers Coccides. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 145. 1907.

Creutzburg, N. Über den Kreislauf der Ephemeridenlarven. Zool. Anz. 1885.

Cuénot, L. Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. 2. part. Invertébrés. Arch. Zool. Expér. 2. sér. T. 5. 1887.

— Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Ebenda 1891.

— Les globules sanguins et les organes lymphoides des Invertébrés. Arch. Anat. Mikr. T. 1. 1897.

Dareste, C. Note sur le développement du vaisseau dorsal chez les Insectes. Arch. Zool. Expér. T. 2. 1873.

Davydoff, C. L'appareil phagocytaire d'un Locustide de Java (*Cleandrus graniger* Serv.). Zool. Anz. 27. Bd. 1904.

— Die phagocytären Organe der Insekten und deren morphologische Bedeutung. Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904.

— Notes sur les organes phagocytaires de quelques Gryllons tropicales. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.

Dewitz, H. Die selbständige Fortbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Naturw. Rundschau. Braunschweig. 4. Jahrg. 1889.

— Eigentätige Schwimmbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.

Dogiel, J. Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 7. sér. T. 24. 1877.

Dubois, R. Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. Les Élatérides lumineux. Bull. Soc. Zool. France. 2. année. 1886.

— Sur le mécanisme de la production de la lumière chez l'*Orya barbarica* d'Algérie. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 117. 1893.

— De la fonction photogénique dans les œufs du lampyre. Bull. Soc. Zool. France. 1887.

— Physiological Light. From the Smithsonian Report for 1896.

— Leçons de Physiologie générale et comparée. Paris 1898.

Dufour, L. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. Du tissu adipeux splanchnique. Organes des sécrétions excrémentielles. Organes de la réspiration. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 8. 1826.

— Études anatom. et physiol. sur une Mouche dans le but d'éclairer l'histoire des métamorphoses et de la prétendue circulation chez les Insectes. Ebenda. 2. sér. T. 16. 1841.

— Note sur la prétendue circulation chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 19. 1844.

— Sur la circulation chez les Insectes. Ebenda. T. 28. 1849.

— De la circulat. du sang et de la nutrition chez les Insectes. Act. Soc. Linn. Bordeaux. T. 17. Livr. 4. 1851.

Duvernoy, G. L. Résumé sur le fluide nourricier, ses réservoirs et son mouvement dans tout le règne animal. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 12. 1839.

Eimer, Th. Bemerkungen über die Leuchtorgane der *Lampyris splendidula*. Arch. Mikr. Anat. Bd. 8. 1872.

Fabre, J. H. Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. sér. T. 19. 1863.

Fürth, O. v. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

Fulmek, L. Beiträge zur Kenntnis des Herzens der Mallophagen. Zool. Anz. 29. Bd. 1905.

— Das Rückengefäß der Mallophagen. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 17. 1909.

Girard, M. Les méthodes expérimentelles pouvant servir à rechercher la chaleur propre des animaux articulés et spécialement des Insectes. Paris 1862.

— Recherches sur la chaleur des articulés. Ann. Soc. Entom. France. T. I. 1861. T. II. 1862. T. III. 1863.

— Études sur la chaleur libre dégagée par les animaux invertébrés et spécialement des Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 5. sér. T. 11. 1869.

Graber, V. Über die Blutkörperchen der Insekten. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. math. nat. Cl. Bd. 64. I. Abt. 1871.

— Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Ebenda Bd. 65. I. Abt. 1872.

— Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. mikr. Anat. Bd. 9. 1872.

— Über den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.

— Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891.

Heinemann, C. Leuchtorgane der bei Vera Cruz vorkommenden Leuchtkäfer. Arch. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.

— Aschenanalyse von Leuchtorganen mexikanischer Cucujos. Pflügers Archiv. Bd. 7. 1873.

— Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucujos, *Pyrophorus*. Arch. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.

Henneguy, L. Note sur l'existence de calcosphérites dans le corps graisseux de larves de Diptères. Arch. d'Anat. micr. T. 1. 1897.

Herold, M. J. D. Physiologische Untersuchungen über das Rückengefäß der Insekten. Schrift. d. Ges. z. Beförd. d. Naturk. Marburg. T. 1. 1823.

Hertwig, O. und R. Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena Zeitschr. f. Nat. Bd. 15. 1881.

Hollande, A. Ch. Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. Arch. Zool. expér. (5). T. 2. 1909.

Janet, Ch. Sur l'origine du tissu adipeux imaginal pendant la nymphose chez les Muscides. Bull. Soc. Ent. France. 1907.

Jaworowski, A. Über die Entwicklung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei *Chironomus* und einigen anderen Insekten. Sitzungsber. d. K. Acad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 80. 1. Abt. 1879.

Joly, N. Mémoire sur l'éxistence supposée d'une circulation péritrachéenne chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 3. T. 12. 1849.

Isserlin, M. Über Temperatur und Wärmeproduktion poikilothermer Tiere. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 90. 1902.

de Kerville, H. G. Die leuchtenden Tiere und Pflanzen. A. d. Französ. übers. v. W. Marshall. Leipzig 1893.

Kölliker, A. Entwicklung des Herzens bei *Gryllotalpa*. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.

— Die Leuchtorgane von *Lampyris*. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. 8. 1858.

— Über den Bau der Leuchtorgane der Männchen d. *Lampyris splendidula*. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. 1864.

Koschevnikov, G. Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifica*). Zool. Anz. Bd. 23. 1900.

Kowalewsky, A. Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlandenförmigen Zellstranges der Musciden während der Metamorphose. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1886/87

— Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Travaux du Congrès internat. de Zool. Moscou 1892.

— Sur le cœur de quelques Orthoptères. C. R. Acad. d. Sc. Paris. T. 119. 1894. — Arch. Zool. Expér. 3. sér. T. 2. 1894.

— Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. Mélanges Biol. Pétersbourg. T. 13. 1894.

Landois, H. Beobachtungen über das Blut der Insekten Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.

— Über die Funktion des Fettkörpers. Ebenda. Bd. 15. 1865.

Leydig, F. Das sogenannte Bauchgefäß der Schmetterlinge und die Muskulatur der Nervencentren bei Insekten. Arch. Anat. Physiol. 1862.

— Einige Worte über den Fettkörper der Arthropoden. Arch. f. Anat. 1863.

Lindemann, K. Zoologische Skizzen. 1. Struktur des Fettkörpers. Bull. Soc. Imp. d. Nat. Moscou. 1864.

Ludwig, F. Phosphoreszierende Collembolen. Prometheus Jahrg. 16. 1905.

Macaire. Über die Phosphoreszenz der Leuchtkäfer. Gilberts Ann. d. Physik. 1822.

Mangold, E. Die Produktion von Licht. H. Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie. Lieferung 11. 2. Hälfte. 1910. (S. 321.)

Meckel, J. F. Über das Rückengefäß der Insekten. Meckels Archiv. Bd. 1. 1815.

Meißner, O. Wie leuchten die Lampyriden? Entom. Wochenbl. Jahrg. 24. 1907.

Metalnikoff, S. Recherches expérimentales sur les chénilles de *Galleria mellonella*. Arch. Zool. Expér. T. 8. (4). 1908.

Moseley, H. N. On the circulation in the wings of *Blatta orientalis* and other Insects. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 11. 1871.

Müller, J. G. De vasi dorsali Insectorum. Berolini 1816.

Muraoka, H. Das Johanniskäfer-Licht. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 9. 1897.

Nazari, A. Le sangue del Bombix (*Bombyx*) *mori* allo stato larvale. Atti Accad. econ. agrar. Georgofili Firenze. Vol. 80. 1902.

Newport, G. On the temperature of Insects and its connexion with the functions of respiration and circulation in this class of invertebrated animals. Philos. Transact. T. 127, 2. 1837.

— On the structure and development of the Blood. Abstr. of the Paper Roy. Soc. T. 5. — Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3. T. 3. 1845.

— On the natural history of glow-worm. Proc. Linn. Soc. 1857.

Nicolet, H. Note sur la circulation du sang chez les Coléoptères. Ann. Sc. Nat. Sér. 3. T. 7. 1847.

Owsjannikow, Ph. Über das Leuchten der Larven der *Lampyris noctiluca*. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg. Bd. 8. 1864.

Owsjannikow. Ph. Zur Kenntnis der Leuchtorgane der *Lampyris noctiluca*. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 8. sér. T. 11. 1868.
Pantel, J. Sur le vaisseau dorsal des larves des Tachinaires. Bull. Soc. Ent. France. 1900.
Pawlowa, Mary. Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren. Zool. Anz. Bd. 18. 1895.
Pérez, Ch. Sur les oenocytes de la Fourmi rousse. Bull. Soc. Entom. France. 1901.
— Sur le tissu adipeux imaginal des Muscides. Proc. verb. Soc. Sc. Bordeaux. 1902/03.
— Réseau de soutien du cœur chez les Muscides. C. R. Soc. Biol. 1908.
Peters, W. Über das Leuchten der *Lampyris italica*. Müllers Arch. f. Anat. 1841.
Philiptschenko, J. Anatomische Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.
— Über den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe (*Stylopyga orientalis*). Revue Russe Ent. 1907.
— Über die Abstammung des Fettkörpers und der Nephrocyten bei den Arthropoden. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 37. 1907.
— Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. Über die exkretorischen und phagocytären Organe von *Ctenolepisma lineata* F. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 88. 1907.
Pissarew. Das Herz der Biene (*Apis mellifica*). Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
Poletajewa. Olga. Du cœur des Insectes. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.
Popovici-Baznosanu, A. Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. 40. 1905.
— Sur la morphologie du cœur des Arthropodes. Bull. Soc. Sc. Bucarest. An. 15. 1906.
— Contributions à l'étude de l'organisation des larves des Ephémérines. Arch. Zool. Expér. (4) T. 5. (Notes p. 66.)
— Sur existence des vaissaux sanguins caudaux chez les Ephémérines adultes. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 60. 1906.
— Le cœur et la fonction circulatoire chez *Megachile bombycina* Rad. Zool. Anz. Bd. 35. 1910.
Poyarkoff, E. Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'orme pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. X. 14. T. 66. 1909.
Prochnow, O. Lichtstärke von *Lampyris noctiluca* L. Entom. Zeitschr. Guben. Jahrg. 19. 1905.
de Rouville, E. Du tissu conjonctif comme régénérateur des épithéliums. Thèse de doct. ès Sc. de Paris. Montpellier. 1900.
Selvatico, D. S. Die Aorta im Brustkasten und im Kopfe des Schmetterlings von *Bombyx mori*. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
Semichon, L. La formation des réserves dans le corps adipeux des Mellifères solitaires. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 1904.
— Signification physiologique des cellules à urates chez les Mellifères solitaires. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 140. 1905.
Serres, M. de. Observations sur les usages du vaisseau dorsal dans les animaux articulés. Ann. Mus. d. Hist. nat. T. 4 et 5. 1818/19.
Schimkewitsch, W. Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.
— Noch etwas über die Identität der Herzbildung bei deu Metazoen. Zool. Anz. 1885.
Schmidt, P. Über das Leuchten der Zuckmücken (Chironomidae). Zool. Jahrb. Syst. Bd. 8. 1894/95.
Schneider, A. Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insekten. Zool. Beitr. (herausgeg. von Schneider). Bd. 1.
Schultze, M. Über den Bau der Leuchtorgane der Männchen von *Lampyris splendidula*. Siztungsber. Niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde. Bonn 1864.
— Zur Kenntnis der Leuchtorgane von *Lampyris splendidula* Arch. Mikr. Anat. Bd. 1. 1865.
Slowzoff, B. Über den Gaswechsel der Insekten und dessen Beziehung zur Temperatur der Luft. Biochem. Zeitschr. Bd. 19. 1909.
Souslow. Sur le phagocytose et les organes excréteurs de quelques Insectes (russe). Trav. Soc. Imp. des Natural. St. Pétersbourg. T. 35. 1906.
Stadelmayer, L. Ansichten vom Blutlauf nebst Beobachtungen über das Rückengefäß der Insekten. Dissert. München 1829.

Steche, O. Beobachtungen über das Leuchten tropischer Lampyriden. Zool. Anz. 32. Bd. 1908.
Šulc, K. Pseudovitellus und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitzungsber. Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 1910.
Targioni-Tozzetti, A. Sull organo che la lume nelle luciole volanti d'Italia. Bull. Soc. Entom. Ital. Vol. 2. 1870.
Tigerstedt, R. Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. Handb. der vergl. Physiol. v. H. Winterstein. Jena 1910.
Townsend, Anne B. The Histology of the Light Organs of *Photinus marginellus*. Amer. Naturalist. Vol. 38. 1904.
— Light Organs of the Firefly, *Photinus marginellus*. Science N. S. Vol. 21. 1905.
Treviranus, G. R. Über das Herz der Insekten, dessen Verbindung mit den Eierstöcken und ein Bauchgefäß der Lepidopteren. Zeitschr. f. d. Physiol. (F. Tiedemann). Bd. 4. 1832.
Vaney et Maignon. Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du ver à soie. Rapports du Laborat. d'Études de la soie. Vol. 12. 1906.
Verloren. Mém. sur la circulation du sang dans les Insectes. Mém. couron. de l'Acad. de Belgique 1844. T. 19.
Verson, E. Beitrag zur Oenocytenliteratur. Zool. Anz. Bd. 23. 1900.
— Dei tessuti ghiandolari che il Filugello alberga nei suoi vani circolatori. Annuar. 28. Staz. Bacol. Padova 1901.
— Ancora degli elementi ghiandolari che il Filugello alberga nelle sue lacune inter-viscerali. Annuar. Staz. Bacol. Padova. Vol. 35. 1908.
— Sul vaso pulsante della *Sericaria*. Atti. Ist. Veneto So. T. 67. 1908.
Verworn, M. Ein automatisches Centrum für die Lichtproduktion bei *Luciola italica*. Centralbl. f. Physiol. Bd. 6. 1892.
Wagner, R. Beobachtungen über den Kreislauf des Blutes und den Bau des Rückengefäßes bei den Insekten. Iris. Bd. 3 u. 7. 1832.
— Über die Blutkörperchen bei Regenwürmern, Blutegeln und Dipterenlarven. Arch. Anat. Physiol. 1835.
— Nachträge zur vergl. Physiol. des Blutes. Ebenda 1838.
Wagner, W. A. Über die Form der körperlichen Elemente des Blutes bei Arthropoden, Würmern und Echinodermen. Biol. Centralbl. Bd. 10. 1890.
Wedl, C. Über das Herz von *Menopon palladium*. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wiss. Wien. Bd. 17. 1855.
Weißenberg, R. Über die Oenocyten von *Torymus nigricornis* Boh. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Zool. Jahrb. Anat. 23. Bd. 1906.
Weitlauer, F. Etwas vom Johanniskäferchen (*Lampyris splendidula*, *noctiluca*). Verh. zool. bot. Ges. Wien. 59. Bd.
Wheeler, W. M. Concerning the blood tissue of the Insecta. Psyche. Vol. 6. 1892.
Wielowiejski, H. v. Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.
— Studien über die Lampyriden. Ebenda. Bd. 37. 1882.
— Über den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
— Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.
Zawarzin, A. Histologische Studien über Insekten. 1. Das Herz der *Aeschna*-Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97. 1911.
Zimmermann, O. Über eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.
Zopf, W. Carotinbildung und Carotinausscheidung bei gewissen Käfern. (Chrysomeliden und Coccinelliden.) Beitr. z. Physiol. und Morphol. niederer Organismen. 2. H. 1892, 1893.

7. Kapitel.

Muskulatur und Endoskelett.

Von Prof. **Dr. P. Deegener**. Berlin.

Inhaltsübersicht.

A. Verlauf und Anordnung der Muskeln.

Es würde den Rahmen unserer Darstellung weit überschreiten, wenn wir eine spezielle Beschreibung der Muskeln geben wollten, soweit ihre Lage, Anzahl und Wirkungsweise für bestimmte Insektentypen bekannt geworden ist. Wir beschränken uns hier im wesentlichen darauf, an der Hand der Untersuchung von A. Bauer (1910) eine gekürzte Beschreibung des Muskelsystems von *Dytiscus marginalis* L. zu geben, und verweisen im übrigen auf die Spezialliteratur.

Bauer unterscheidet im Kopfe die Eigenmuskulatur des Kopfes und der Kopfextremitäten einerseits und die den Kopf bewegenden Muskeln andererseits.

Die **Eigenmuskulatur des Kopfes** bilden:

a. Die Pharynxmuskulatur.

1. Die M. compressores pharyngis, welche den Pharynx ringförmig umgeben und ihn durch ihre Kontraktion verengern. Sie wirken bei der Schlingbewegung mit. Diese Muskeln gehören ausschließlich dem Vorderdarm an, ihre Antagonisten dagegen nicht (Fig. 320 *cph*); diese sind die

2. M. dilatatores pharyngis (Fig. 320 *dph*), von welchen fünf Paare der Dorsalseite, eins der Ventralseite angehören. Die dorsalen Dilatatoren entspringen von der dorsalen Kopfwand, die ventralen vom Tentorium (vgl. Endoskelett). Sie erweitern den Pharynx und bewirken mit den Kompressoren die Schlingbewegung.

3. Musculus tentorio-pharyngealis (Fig. 321 *tp*); paarig am Tentorium entspringend, liegen diese Muskeln dicht unter dem Pharynx als äußerst zarte Muskeln und setzen sich an dessen Unterseite an. Sie ziehen zwischen der Querkommissur und dem unteren Schlundganglion hindurch und erweitern den Pharynx.

b. Die Oberlippenmuskulatur. Sie besteht nur aus einem Paar von Hebern (Fig. 320 *ll*), M. levatores labri, welches an der Stirn und den aufsteigenden Fortsätzen des inneren Kopfskelettes entspringt. Die konischen Muskeln laufen steil nach unten und setzen sich mit deutlicher Sehne an die Seitenteile der von der Oberlippe ausgehenden Chitinfortsätze an.

c. Antennenmuskulatur. Das basale Ende der Antenne ist halbkugelförmig; an seinen inneren kreisförmigen Rand setzt sich an drei verschiedenen Punkten je ein Muskel an; diese vermögen die Antenne in ihrem Kugelgelenk nach allen Richtungen hin zu bewegen. Sie setzen sich mit ihrem anderen Ende an die Außenseite des Tentoriums an; ihre Wirkungsweise ist aus Fig. 320 leicht zu erkennen. Sie heißen M. extensor antennae (Fig. 320 *ean*), welcher die Antenne nach vorn bewegt; M. flexor antennae (Fig. 320 *fan*), der die Antenne nach hinten bewegt; M. depressor antennae (Fig. 320 *dan*), welcher die Antenne senkt. — In der Antenne selbst vermochte Bauer nur im Basalglied Muskeln nachzuweisen:

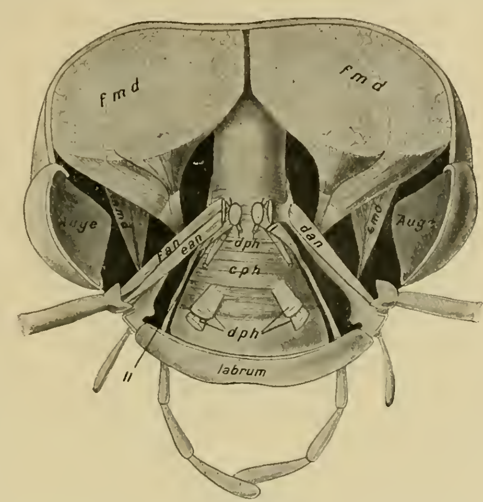


Fig. 320.
Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von der Dorsalseite geöffnet zur Darstellung der Antennenmuskeln und Pharynxmuskeln. Vergr. (Bauer 1910.)
fmd M flexor mandibulae. *emd* M. extensor mandibulae. *dan* M. depressor antennae. *fan* M flexor antennae. *ean* M depressor antennae. *dph* M. dilatatores pharyngis. *cph* M. compressores pharyngis. *ll* M. levator labri.

1. den Musc. adductor articuli secundi antennae an der Lateralseite, dessen proximale Insertion dem entsprechenden Ende des ersten Antennengliedes, dessen distale Insertion (mit langer Sehne) der Gelenkhaut zwischen dem 1. u. 2. Antennengliede angehört. Er bewegt die übrigen Antennenglieder lateralwärts.

2. Den M. adductor articuli secundi antennae; er entspringt als Antagonist des vorigen proximal an der den Gelenkkopf abgrenzenden Einkerbung der basalen Antennenglieder und setzt sich mit langer

Sehne genau gegenüber der distalen Insertion seines Antagonisten an. Er bewegt die Antenne in der Richtung nach dem Kopfe. — Allen übrigen Antennengliedern fehlt die eigene Beweglichkeit.

d. Mandibularmuskeln.

1. Musculus flexor mandibulae (Fig. 320. *fmd*), ein starker, den ganzen hinteren oberen Schädelraum erfüllender, zweiteiliger Muskel, dessen beide Teile sich in der Sehne vereinigen. Er setzt sich einerseits an die ganze hintere obere Innenfläche der Schädelkapsel, andererseits (durch die Sehne) an den medianen Hinterrand der Mandibel an, welche er als Kaumuskel der Mandibel der anderen Seite entgegenbewegt.

2. M. extensor mandibulae (Fig. 321 *emd*): er öffnet die Mandibeln und ist viel schwächer entwickelt als der Kaumuskel, sein Antagonist. Seine Ansätze sind: der untere hintere Seitenteil der Schädelkapsel einerseits, der laterale Teil der Mandibelhinterfläche lateral von deren Drehpunkt (durch die Sehne) andererseits.

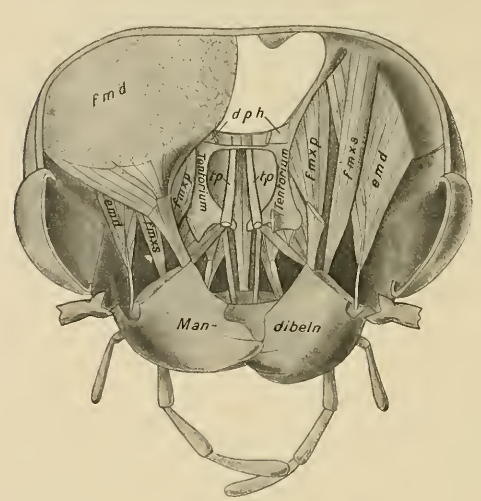


Fig. 321.
Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von der Dorsalseite geöffnet. Antennenmuskulatur und Pharynx entfernt, um die Mandibelmuskeln zu zeigen. Vergr. (Bauer 1910.)
fmd M. flexor mandibulae. *dph* M. dilatatores pharyngis. *emd* M. extensor mandibulae. *fmxs* M. flexor maxillae superior. *fmxp* M. flexor maxillae posterior. *tp* M. tentorio-pharyngealis.

e. Maxillenmuskulatur.

1. M. extensor maxillae (Fig. 322 *emx*); er entspringt vom hinteren Schädelgrunde nahe dem Hinterhauptsloch an einer Chitinfalte und setzt sich an den lateralen Fortsatz der Cardo an. Dieser spindelförmige Muskel bewegt die Maxille auswärts.

2. M. flexor max. posterior (Fig. 322 *fmxp*); er entspringt als starker konischer Muskel an der Innenfläche der Kehle in einer vom Kopfskelett gebildeten Höhle, zieht nach vorn und setzt sich an den medianen Fortsatz der Cardo an.

3. M. flexor max. anterior (Fig. 322 *fmxa*); er entspringt etwas mehr nach vorn in derselben Höhlung wie der vorige, ist konisch und auffallend stark und besteht aus mehreren undeutlich gesonderten Portionen. Sein anderer Ansatz liegt der Unterseite des Stipes breit auf.

4. M. flexor max. superior (Fig. 322 *fmxs*); er entspringt als längster Maxillenmuskel an der Hinterfläche des Kopfes seitlich vom Hinterhauptsloch, zieht in ziemlich gleichbleibender Stärke über dem Extensor maxillae nach vorn, um sich an die Dorsalseite des Stipes anzu-

setzen. — Die drei Flexoren nähern die beiden Maxillen einander (Beißmuskeln).

5. M. extensor lobi externi (Fig. 323 *elm*); er bewegt den Lobus externus nach außen.

6. M. flexor lobi externi (Fig. 323 *flm*); er bewegt den Lobus externus nach der Medianebene hin.

7. M. extensor palpi maxillaris (Fig. 323 *epm*); er bewegt den Taster nach außen; er hat keinen Antagonisten und kehrt durch die Wirkung eines elastischen chitinösen Gelenkbandes in die Ruhelage zurück, welches dem medianen Rande des basalen Tastergliedes gegenüber der Insertion des Muskels ansitzt.

Dem ersten und vierten (letzten) Tasterglied fehlen Muskeln; im zweiten und dritten findet sich je ein

8. M. flexor articuli palpi maxillaris (Fig. 323 *fap*), deren jeder das folgende Tasterglied medianwärts bewegt. Antagonistisch wirkt die Gelenkhaut.

f. Unterlippenmuskulatur.

1. M. levator labii (Fig. 322 *lla*). Die beiden Teile dieses ursprünglich (wie das Labium) paarigen Muskels sind am Insertionsende miteinander verwachsen. Der lange zylindrische Muskel entspringt am unteren Rande des Hinterhauptsloches und zieht dicht an der Kehle zum Labium, an das er sich vor dem Zungengelenk ansetzt; er hebt die ganze Unterlippe.

Fig. 322.
Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von der Dorsalseite aus präpariert; alle Muskeln bis zu den Maxillenbewegern sind entfernt. Vergr. (Bauer 1910.)
dph M. dilatatores pharyngis. *fmxs* M. flexor maxillae superior. *emx* M. extensor maxillae. *fmxp* M. flexor maxillae posterior. *lla* M. levator labii. *fmxs* M. flexor maxillae superior. *fmxa* M. flexor maxillae anterior.

2. M. levator glossae internus, ein dünner an der Mitte der Innenfläche der Kehle entspringender und auf der Innenseite der Dorsalwand der Glossa sich ansetzender Muskel, welcher die Glossa hebt.

3. M. levator glossae externus; er entspringt mit breiter Fläche vom Grundgliede des Labiums, ist dreieckig und setzt sich an einen von der Dorsalseite der Glossa kommenden Chitinfortsatz an. Er wirkt wie der vorige.

4. M. depressor glossae: einerseits in der Nähe des Levator intern. unter dem Levator labii angesetzt, läuft er unter dem Levator glossae extern. nach außen und inseriert als Antagonist der beiden Levatoren an den Seiten der Unterfläche der Glossa.

5. M. extensor palpi max.; er entspringt an der Innenfläche der Kehle und setzt sich an das proximale Ende des Palpengrundgliedes auf der Lateralseite an. Er bewegt den Palpus auswärts. Die Gelenkhaut wirkt antagonistisch. Die Tasterglieder entbehren der Muskeln.

Die Beweger des ganzen Kopfes sind folgende:

1. M. rotator capitis superior; er entspringt als flacher dreieckiger Muskel dicht neben dem entsprechenden der anderen Körperhälfte nahe der Medianlinie des Pronotums, zieht nach unten und außen und setzt sich seitlich an den oberen Rand des Hinterhauptsloches an. Beide Muskeln wirken einzeln als Dreher des Kopfes (nach links dreht der Rotator capitis dexter und umgekehrt), zusammen als Heber des gesenkten Kopfes.

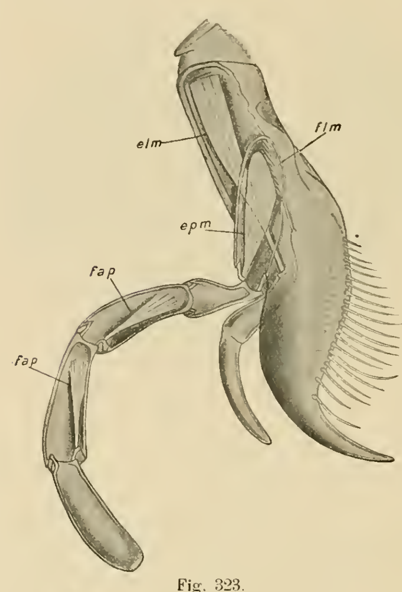


Fig. 323.
Linke Maxille von *Dytiscus marginalis* L. von unten geöffnet; vergr. (Bauer 1910.)
elm M. extensor lobi externi. *flm* M. flexor lobi externi. *epm* M. extensor palpi maxillaris. *fap* M. flexores articuli palpi maxillaris.

2. M. rotator capitis inferior; er dreht, am äußeren Rande der vorderen Sternalapophyse entspringend, nach vorn, innen und unten laufend und an den unteren Teil des Hinterhauptslochrandes sich ansetzend, den Kopf nach außen.

3. M. levator capitis horizontalis. Diese beiden Muskeln laufen unmittelbar über dem Darm wagerecht nebeneinander her, entspringen von der Vorderseite des Prophragmas, durchziehen den ganzen Prothorax und setzen sich an eine verbreiterte Stelle des umgeschlagenen Hinterhauptslochrandes an, um bei ihrer Kontraktion den Kopf zu heben.

4. M. levator capitis verticalis; er entspringt an der Kehlschiene und setzt sich an den oberen Rand des Hinterhauptsloches an. Er ist der Antagonist des 5. Depressor capitis verticalis, welcher am vorderen Teile des Pronotums entspringt und an der Hinterfläche des Kopfes senkrecht nach unten läuft, um sich am unteren Rande des Hinterhauptsloches zu befestigen. Er senkt den Kopf.

6. M. depressor capitis obliquus; er unterstützt den vorigen Muskel, ist dünn und zart, entspringt am Prophragma nach außen neben dem Levator capitis horizontalis und verläuft schräg nach unten und vorn. Er setzt sich etwas über dem vorigen in der Nähe des unteren Randes des Hinterhauptsloches an.

7. M. depressor capitis horizontalis; er entspringt von der vorderen Sternalapophyse, durchzieht horizontal den Prothorax und setzt sich

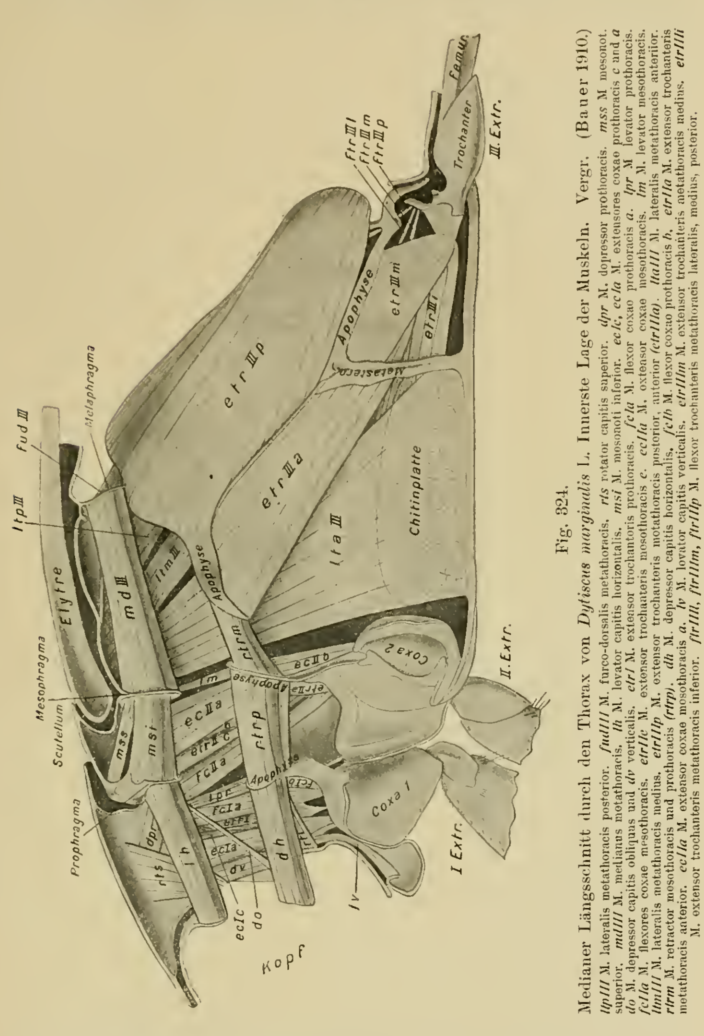


Fig. 324.

Medianer Längsschnitt durch den Thorax von *Dytiscus marginalis* L. Innerste Lage der Muskeln. Vergr. (Bauer 1910.)
ltpIII M. lateralis metathoracis posterior. *fudIII* M. furco-dorsalis metathoracis. *rts* rotator capitis superior. *dpr* M. depressor prothoracis. *mss* M mesonot. superior. *mdIII* M. medianus metathoracis. *lh* M. levator capitis horizontalis. *msi* M. mesonoti inferior. *ecIc*, *ecIa* M. extensores coxae prothoracis *c* und *a* *do* M. depressor capitis obliquus und *dv* verticalis. *etrI* M. extensor trochanteris prothoracis. *fcIa* M. flexor coxae prothoracis *a*. *lpr* M levator prothoracis. *fcIIa* M. flexores coxae mesothoracis. *etrIIc* M. extensor trochanteris mesothoracis *c*. *ecIIa* M. extensor coxae mesothoracis. *lm* M. levator mesothoracis. *ltmIII* M. lateralis metathoracis medius. *etrIIIp* M. extensor trochanteris metathoracis posterior, anterior *(etrIIIa)*. *ltaIII* M. lateralis metathoracis anteriior. *rtrm* M. retractor mesothoracis und prothoracis *(rtrp)*. *dh* M. depressor capitis horizontalis. *fcIb* M. flexor coxae prothoracis *b*. *etrIIa* M. extensor trochanteris metathoracis anterior. *ecIIa* M. extensor coxae mesothoracis *a*. *lv* M. levator capitis verticalis. *etrIIIm* M. extensor trochanteris metathoracis medius. *etrIIIi* M. extensor trochanteris metathoracis inferior. *ftrIIIl*, *ftrIIIm*, *ftrIIIp* M. flexor trochanteris metathoracis lateralis, medius, posterior.

an den unteren Rand des Hinterhauptsloches an. Die beiden Depressoren liegen dicht nebeneinander unmittelbar unter dem Darm. Sie

senken den Kopf oder ziehen ihn unter Mitwirkung der Levatores capitis horizontales in den Prothorax zurück.

Muskeln des Thorax.

I. Flugmuskulatur.

A) Muskeln der Elytren.

α. Indirekte Muskeln. Die Bewegung der Vorderflügel beruht nicht ausschließlich auf Muskeltätigkeit, sondern großenteils auf der mechanischen Wirkung des komplizierten elastischen Gelenkes. Die indirekten Muskeln, welche die Vorderflügel bewegen, sind nach Bauer's Darstellung folgende:

1. M. mesonoti superior et inferior (Fig. 324 *msi*, *mss*). Dorsal zwischen Pro- und Mesophragma übereinander ausgespannt, entsprechen sie dem M. metathoracis medianus und berühren einander in der Medianebene des Körpers. Sie heben die Scutellumspitze und öffnen das Schloß, welches Scutellum und vorderer Elytrenrand bilden, so daß die Bewegung der Elytren möglich wird.

2. M. levator elytrae und M. depressor elytrae, sehr kleine Muskeln, welche ihren Ursprung von einem gemeinsamen Chitinfortsatz nehmen und rechtwinklig zueinander stehen. Der Levator setzt sich an die Vorderseite des Mesonotums an, zieht diese herunter und bewirkt das Emporschnellen der Elytren. Sein Antagonist, der Depressor, bewirkt das Herunterklappen der Vorderflügel.

3. M. flexor coxae mesothoracis (Fig. 325 *fc II a*) wirkt als indirekter Flügelmuskel bei fixierter Coxa, indem er den vorderen Teil des Mesonotums herabzieht und das Emporschnellen der Elytren bewirkt. Er setzt sich einerseits an die Vorderfläche des Mesonotums, andererseits an den vorderen Rand der Mittelcoxa an.

β. Direkte Muskeln:

M. extensor coxae metathoracis wirkt als einziger direkt auf den Vorderflügel, an dessen dorsalen Gelenkfortsatz er sich unter Vermittlung einer Sehnenhaube ansetzt. Sein anderer Insertionspunkt liegt am lateralen hinteren Rande der Coxa des Mesothorax; er hebt die Elytren und erhält sie während des Fluges in ihrer Lage.

B) Muskeln der Hinterflügel:

Auch hier sind indirekte und direkte Muskeln zu unterscheiden; die indirekten wirken auf die Chitinteile der Nachbarschaft des Flügelgelenkes, und ihre Wirkungsweise läßt sich durch Druck auf den Rücken des toten Tieres veranschaulichen, welcher das Aufschnellen der Flügel zur Folge hat, während ein seitlicher Druck sie niederlegt.

α. Indirekte Muskeln.

1. M. metathoracis medianus (Fig. 324 *md III*). Zwischen Meso- und Metaphragma dicht über dem Darm ausgespannt liegen diese beiden Muskeln nebeneinander in der Mittellinie der Rückendecke; indem sie diese letztere emporwölben, senken sie die Flügel.

2. M. lateralis metathoracis posterior (Fig. 325 *ltp III*). Er entspringt breit und flach vom Metaphragma und steigt unter konischer Verjüngung schräg zur Rückendecke empor, den vorhergehenden Muskel unter einem Winkel von beinahe 45° schneidend. Als Antagonist des M. metathor. median. flacht er die durch diesen gewölbte Rückendecke ab und bewirkt ein Heben des Flügels.

3. M. lateralis metathoracis anterior steht als stärkster des ganzen Käferleibes fast senkrecht zum M. metath. median., dessen Antagonist er ist. Er flacht die Rückendecke sehr stark ab und wirkt so besonders

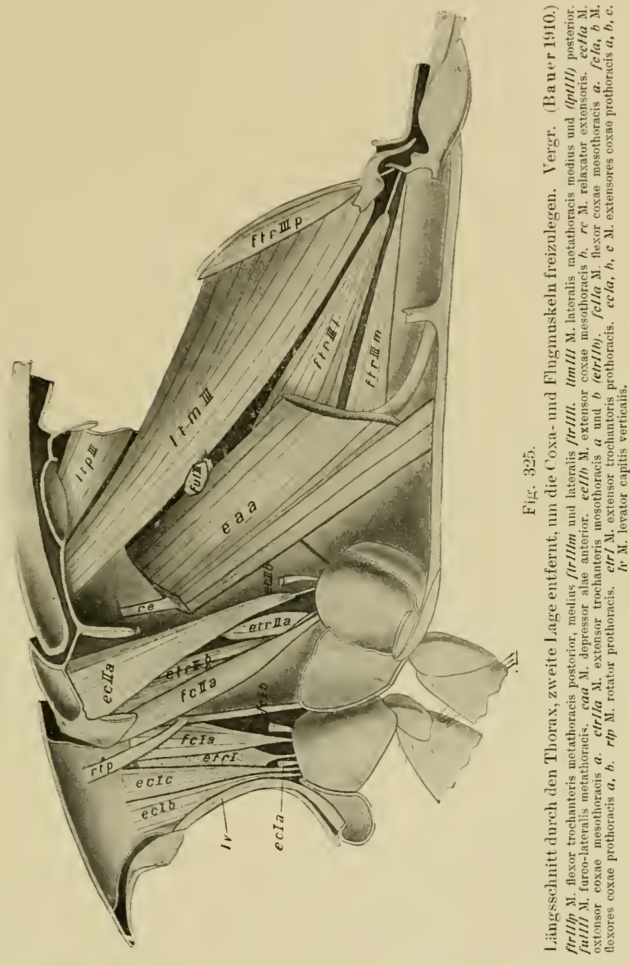


Fig. 325.

Längsschnitt durch den Thorax, zweite Lage entfernt, um die Coxa- und Flugmuskeln freizulegen. Vergr. (Bauer 1910.)

ftrIIIp M. flexor trochanteris metathoracis posterior, medius *ftrIIIm* und lateralis *ftrIIIl*. *ltmIII* M. lateralis metathoracis medius und *(lptIII)* posterior. *fulIII* M. furco-lateralis metathoracis. *eaa* M. depressor alae anterior. *ecIIb* M. extensor coxae mesothoracis *b*. *re* M. relaxator extensoris. *ecIIa* M. extensor coxae mesothoracis *a*. *etrIIa* M. extensor trochanteris mesothoracis *a* und *b* *(etrIIb)*. *fcIIa* M. flexor coxae mesothoracis *a*. *fcIa, b* M. flexores coxae prothoracis *a, b*. *rtp* M. rotator prothoracis. *etrI* M. extensor trochantoris prothoracis. *ecIa, b, c* M. extensores coxae prothoracis *a, b, c*. *lv* M. levator capitis verticalis.

stark als Flügelheber. Vom Sternum (der von diesen sich erhebenden Mittellamelle und von der vorderen Coxalfalte des dritten Beines) entspringend, zieht er schräg nach vorn und oben und setzt sich an die Rückendecke an.

4. M. lateralis metathoracis medius (Fig. 325 *ltmIII*). Als Antagonist des M. metathor. medianus sitzt er der Rückendecke zwischen M. lateral. poster. und dem M. lat. ant. an, läuft hinter dem ersteren ventralwärts und analwärts und ist andererseits an der hinteren Coxalfalte befestigt. Indem er die Rückendecke senkt, trägt er zum Heben der Flügel bei.

5. M. coxodorsalis metathoracis; er hat durch die Fixierung der Coxa seine Eigenschaft als deren Beweger verloren und wirkt nur als Flügelmuskel. Vom spitzen Fortsatz der hinteren Coxalfalte (mit starker Sehne) entspringend, verbreitert er sich nach vorn konisch und befestigt sich an einer kleinen Chitinfalte nahe dem Flügelgelenk, um als Heber zu wirken.

β. Direkte Muskeln.

Diese sind an Stärke und Anzahl weit geringer als die indirekten Flugmuskeln.

1. M. extensor alae anterior (Fig. 325 *eaa*); er besteht aus zwei Teilen, sitzt dem Sternum nahe der Mittellinie und der Vorderfläche der vorderen Coxalfalte an, steigt schräg nach oben und außen und trägt am Ende eine napfförmige Chitinsehne, welche mit der ersten Flügelader direkt verbunden ist. Er zieht das Ende der Flügelader nach hinten und unten und bewirkt den durch den Bau des Flügelgelenkes bedingten, komplizierten Flügelschlag nach vorn und oben.

2. M. extensor alae posterior; er zieht, in der Höhlung der hinteren Coxalfalte entspringend, fast horizontal nach vorn dicht an der Körperwand und setzt sich mit napfförmiger Sehne an die hintere Flügelader an. Er wirkt wie der vorhergenannte Muskel.

3. M. relaxator extensoris, ein kleiner, an der napfförmigen Sehne des Extensor alae anterior entspringender und an den Chitinfalten am Flügelgrunde endigender Muskel, welcher die Flügel zusammenfaltet.

4. M. relaxator alae, ebenfalls klein, inseriert an einem Chitinfortsatz des Flügelgelenkes und entspringt aus einem bischofsmützenförmigen Chitinbecher, der durch ein Chitinband beweglich mit einem Fortsatz an der Vorderwand des Metathorax (Mesophragma) verbunden ist. Er wirkt wie der vorhergenannte Muskel.

5. Musculi flexores alae, eine im Vergleich mit den Extensoren sehr kleine Muskelgruppe. Der größere der beiden Flexoren entspringt von einer kleinen Leiste der Pleura, liegt dieser dicht an und setzt sich mit langer Sehne an die Chitinplatten des Flügelgrundes an. Der kleinere Flexor liegt kopfwärts von dem größeren, die Sehnen beider vereinigen sich an dem Insertionspunkte; beide ziehen den ausgespannten Flügel herunter.

II. Extremitätenmuskulatur.

Vorderbein:

1. Musculi extensores coxae prothoracis (Fig. 325 *ec I a, b, c*); sie sind drei Muskelbündel mit gemeinsamer Wirkung. Insertion: Rückendecke (Seitenwand) einerseits, Coxa andererseits. Sie bewegen das Bein nach hinten (Hauptmuskeln für Geh- und Schwimmbewegungen).

2. M. flexores coxae prothoracis; nur zwei (schwächere) Muskeln deren stärkerer (Fig. 325*a*) vom oberen Teil der Seitenfläche des Prothorax, deren kleinerer (Fig. 325*b*) von der Vorderseite der Sternalapophyse des Prothorax ausgeht; beide setzen sich dicht beieinander an den hinteren medialen Rand der Coxa an; sie bewegen das Bein nach vorn.

3. M. extensor trochanteris prothoracis; er entspringt an der Seitenwand des Prothorax und läuft als starker breitfächerförmiger Muskel in eine Sehne aus, welche durch die Coxa zum Trochanterfortsatz tritt. Er bewegt das Bein von oben nach unten.

Mittelbein.

Umgekehrt wie bei dem Vorderbein greifen hier die Extensoren an den hinteren Coxalrand, die Flexoren an den vorderen.

1. Musculi extensores coxae mesothoracis (Fig. 320, 321 *ec II a, b, c, d, e*), 5 Muskeln, deren erster (*a*), der median gelegene stärkste, von der Rückendecke entspringend, mit stark pigmentierter Sehne an den hinteren Coxalrand angreift; deren zweiter (*b*) vom oberen Teil der Hinterfläche der Mesosternalapophyse kommt, und dessen Sehne sich an den hinteren Teil des Coxalrandes ansetzt; deren dritter (*c*) an der Rückendecke entspringt, und wie der erste verlaufend, sich in dessen Nähe ansetzt; deren vierter (*d*) am weitesten lateral gelegener bei fixierter Elytre als Beweger der Coxa dient (vgl. oben); der letzte dieser Muskeln (*e*) ist sehr klein, entspringt von der Mesosternalapophyse und geht zum lateralen Fortsatz der Coxa.

2. Musculi flexores coxae mesothoracis, eine Gruppe von drei Muskeln, deren erster (Fig. 325 *fc II a*), von der Vorderfläche des Mesonotums kommend, nach hinten und unten zum vorderen Rande der Coxa zieht; deren zweiter, mit zwei Bäuchen teils an der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax, teils von der Seitenfläche des Mesothorax und hauptsächlich von dem Apodem des Mesothorax entspringend, mittels Sehne sich an das Chitinstück ansetzt, welches mit dem lateralen Teile des Vorderrandes der Coxa verbunden ist; deren dritter, sehr kleiner Muskel am vorderen Außenrande der Mesosternalapophyse entspringt und sich andererseits an dem eben genannten Gelenkstück der Coxa befestigt.

3. Musculi extensores trochanteris mesothoracis, eine Gruppe von 5 Muskeln, die eine gemeinsame grätenförmige Sehne haben, welche zum Trochanterfortsatz geht. Der erste Muskel (Fig. 325 *etr II a*) kommt von der Vorderseite der Mesosternalapophyse und der Vorderfläche der dieser lateral ansitzenden Chitinplatte. Der zweite Muskel kommt von der Rückendecke, der dritte (Fig. 325 *etr II c*) entspringt am vorderen Teile der Rückendecke; der vierte an der Vorderfläche des Mesonotums etwas tiefer als der dritte an einer Chitinleiste, der fünfte an der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax.

Hinterbein.

Die Coxa ist unbeweglich, ihre Muskeln wirken nur als indirekte Flugmuskeln. Die das ganze Schwimmbein bewegenden Muskeln greifen am Fortsatz des Trochanters an.

1. Musculi extensores trochanteris metathoracis (Fig. 324 *etr III a, i, m, p*), mit die stärkste Muskelgruppe des ganzen Körpers (Rudermuskeln). Mit einer Ausnahme entspringen die Muskeln dieser Gruppe von der entsprechend stark entwickelten Metasternalapophyse. Sie haben als gemeinsame Insertion eine flächenförmige Sehnenplatte, welche, durch ein Band mit dem Trochanter verbunden, senkrecht zur Ventralfläche und der Sagittalebene parallel steht.

a) M. extensor trochanteris metathoracis anterior (Fig. 324 *etr III a*); er entspringt von der Vorderfläche der Metasternalapophyse.

b) M. ext. troch. III posterior (Fig. 324 *etr III, p*); er entspringt von der Hinterfläche der Apophyse.

c) M. ext. troch. III medius (Fig. 324 *etr III m*), ein sehr kleiner Muskel, der vom oberen Teil des Dreiecks entspringt, welches die beiden Apophysenäste bilden.

d) M. ext. troch. III inferior (Fig. 324 *etr III i*); er kommt als einziger nicht von der Apophyse, sondern entspringt in der Höhlung der vorderen Coxalfalte.

2. Musculi flexores trochanteris metathoracis, drei viel schwächere Muskeln als die Extensoren, welche alle von der Coxalfalte entspringen.

a) M. flex. troch. III medialis (Fig. 325 *ftr* III *m*); er geht vom vorderen Coxalrand, der Coxalwand dicht anliegend, zum ventralen Trochanterfortsatz und zieht das ausgestreckte Bein wieder an.

b) M. flex. troch. III lateralis (Fig. 325 *ftr III* l); er wirkt wie der vorige.

c) M. flex. troch. III posterior (Fig. 325 *ftr III p*); er erstreckt sich von der hinteren Coxalfalte mit dünner Chitinsehne zum Trochanterfortsatz und wirkt wie die beiden anderen Flexoren.

Hinsichtlich der Muskeln innerhalb der Beine selbst sei auf Bauer's Darstellung verwiesen.

III. Eigenmuskulatur des Thorax.

Die Muskeln des Thorax bewegen die Thoraxabschnitte gegeneinander und dienen zur Befestigung der thorakalen Skeletteile.

Prothorax.

Alle hierhergehörigen Muskeln bewegen den Prothorax gegen den Mesothorax.

1. M. depressor prothoracis; er entspringt an der Vorderseite des Prophragmas, setzt sich an das Pronotum an und zieht bei fixiertem Mesothorax den Prothorax abwärts und rückwärts.

2. M. levator prothoracis; er entspringt am Prophragma, läuft senkrecht abwärts zum lateralen Fortsatz der vorderen Sternalapophyse und zieht als Antagonist des Depressor den Prothorax aufwärts.

3. M. rotator prothoracis (Fig. 325 *rtp*); er entspringt von der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax und setzt sich nach außen hinter dem Depressor an das Pronotum an. Die Rotatoren drehen den Prothorax um seine Längsachse.

Mesothorax.

1. M. retractor prothoracis (Fig. 324 *rtrp*); er entspringt an der Vorderfläche der Mesosternalapophyse und zieht horizontal nach vorn zur Hinterfläche der Prosternalapophyse. Er zieht den Prothorax gegen den Mesothorax zurück.

2. M. furco-lateralis mesothoracis, ein kleiner Muskel, der vom oberen Teil der Vorderseite der Mesosternalapophyse mit langer Sehne zur Verbindungsstelle von Coxa und Pleura zieht; er dient nur zur Befestigung der starren Chitinteile.

3. M. levator mesothoracis; er erstreckt sich vom oberen Ende der Mesosternalapophyse nach oben zum Mesophragma und hebt den Mesothorax.

Metathorax.

1. M. retractor mesothoracis (Fig. 324 *rtrm*); er spannt sich wie der Retractor prothoracis zwischen den Apophysen aus und zieht den Mesothorax zurück, fixiert auch zugleich die Metasternalapophyse.

2. M. furco-dorsalis metathoracis (Fig. 324 *fud III*), jederseits zwei Muskeln, welche den oberen Rand der Furca (Metasternalapophyse) mit der Rückseite des Metaphragmas verbinden. (Stützmuskeln.)

3. M. furco-lateralis metathoracis zwischen Apophyse und (durch eine sehr lange Sehne) der Verwachsungsstelle der Coxa mit dem Episternum.

4. M. furco-coxalis metathoracis, ein kleiner bandförmiger Muskel zwischen dem hinteren Teil des Furcaseitenastes und der hinteren Coxalfalte.

5. M. coxo-lateralis metathoracis, horizontal zwischen dem spitzen Fortsatz der hinteren Coxalfalte und der Körperwand.

6. M. exspirator metathoracis, zwischen Verwachsungsgrund des Sternums und Episternums, dient wohl zur Atmung.

Muskeln des Abdomens.

Die Muskeln des Abdomens sind fast durchweg flach und bandförmig und dienen einerseits zur Befestigung der Verbindung zwischen Metathorax und Abdomen, andererseits zur Bewegung der Abdominalsegmente gegeneinander.

Muskeln des ersten und zweiten Segmentes.

I. Segment:

a) Rückenmuskeln: Musculi conjungentes metaphragmo-abdominis (= M. dorsalis abdominis). Muskeln, welchen die Aufgabe zufällt, Metaphragma und Abdomen fester miteinander zu verbinden. Sie haben die Gestalt dünner breiter Bänder, und ihre Reihe ist (wie die aller dorsalen Abdominalmuskeln) median unterbrochen (Fig. 326 *c m a*), um Raum für das Herz zu lassen. Die Muskeln sind vorn am Metaphragma befestigt; die stärksten und zugleich der Medianlinie zunächst gelegenen gehen bis zur Segmentgrenze; die lateralen werden nach außen immer kürzer und setzen sich an die Fläche der ersten Rückenschiene an.

b) Transversalmuskeln: Sie erhöhen die Festigkeit der Verbindung zwischen der hinteren Coxalfalte und der Rückendecke des ersten Segmentes.

1. Musculus conjungens coxo-abdominis a. — Aus zwei einander dicht anliegenden Teilen bestehend, entspringt dieser Muskel am lateralen oberen Rande der hinteren Coxalfalte und geht zur Rückendecke hinauf. Er unterstützt die Atmung, indem er die Rückendecke senkt.

2. M. conjungens coxo-abdominis b, zwischen der lateralen Verwachsungsstelle der hinteren Coxalfalte und der Rückendecke des ersten Segmentes, unmittelbar am ersten Abdominalspiraculum gelegen.

II. Segment.

a) Rückenmuskeln. Sie verhalten sich wie die der folgenden Segmente (siehe unten!).

b) Bauchmuskeln. Musculi ventrales abdominis laterales (Fig. 326 *val*) zwischen erster und zweiter Bauchplatte als Befestigungsmuskeln.

c) Transversalmuskeln (Fig. 326 *ta*), wie in den folgenden Segmenten.

Muskeln der übrigen Abdominalsegmente.

1. Musculi dorsales abdominis (Fig. 326 *da*). Bewegungsmuskeln der Segmentringe des Rückens, welche (in ihrer Anzahl den unverwachsenen Teilen der Rückendecke entsprechend) Streifen nebeneinander gelegener, bandförmiger Muskeln darstellen. Jedes Muskelband sitzt mit seinem hinteren Ende an der Gelenkhaut zweier Rückenschienen, mit dem vorderen Ende an der Decke der Rückenschiene. Lateralwärts werden die einzelnen Muskelbänder kürzer. Bei der Kontraktion bildet

die Innenfläche der Rückenschiene den festen Punkt, und die nächsthintere Rückenschiene wird nach vorn unter das vorhergehende Segment gezogen. Wirken alle zugleich, so biegen sie das Abdomen aufwärts.

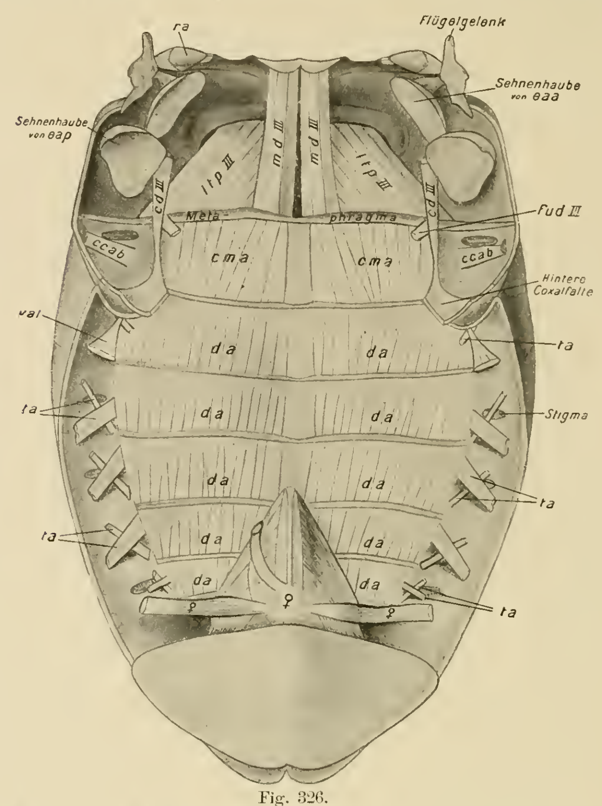


Fig. 326.

Metathorax und Abdomen von der Ventralseite aus geöffnet; alles entfernt bis zu den Muskeln der Rückendecke des Abdomens und den dorsalen Metathoraxmuskeln. Vergr. (Bauer 1910.)

ra M. relaxator alae. *eaa* M. depressor alae anterior. *mdIII* M. lateralis metathoracis anterior. *ltpIII* M. lateralis metathoracis posterior. *cdIII* M. coxo-dorsalis metathoracis. *ccab* M. conjungens coxo-abdominis *b*. *cma* M. conjungentes metaphragmo-abdominis *da* M. dorsales abdominis. *fudIII* M. furco-dorsalis metathoracis. *ta* M. transversales abdominis. *val* M. ventralis abdominis lateralis. *cap* M. depressor alae posterior.

2. Musculi ventrales abdominis interni (Fig. 327 *vai*). Die ventralen Muskeln sind weniger zahlreich als die dorsalen (nur drei Paare vom 4.—6. Segment); sie sind nicht über die ganzen Bauchschienen ausgebreitet, sondern auf deren Mitte beschränkt. Ihre Fasern verlaufen schräg von außen nach innen. Das erste Paar entspringt auf der 3. Bauch-

schiene und setzt sich an die Gelenkhaut zwischen 4. und 5. Bauchschiene an. Die beiden folgenden spannen sich zwischen den Gelenkhäuten der

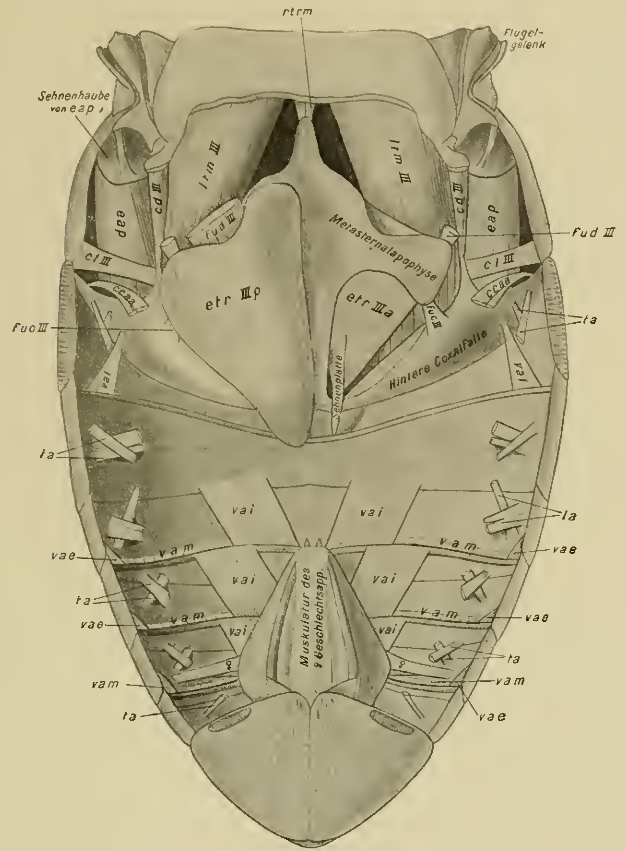


Fig. 327.

Metathorax und Abdomen vom Rücken her geöffnet; alles entferut bis zu den Muskelu der Bauchfläche des Abdomeus und den Ventralmuskeln des Metathorax. Vergr. (Bauer 1910.)

rtrm M. retractor mesothoracis. *eap* M. depressor alae posterior. *cdIII* M. coxodorsalis metathoracis. *ltmIII* M. lateralis metathoracis medius. *fudIII* M. furco-dorsalis metathoracis. *etrIIIa* M. extensor trochanteris metathoracis anterior. *etrIIIp* M. extensor trochanteris metathoracis posterior. *clIII* M. coxolateralis metathoracis. *ccaa* M. conjungens coxo-abdominis *a*. *fucIII* M. furco-coxalis metathoracis. *val* M. ventralis abdominis lateralis. *ta* M. transversales abdominis. *vai* M. ventrales abdominis interni. *vae* M. ventrales abdominis externi. *vam* M. ventrales abdominis medii.

nächsten Bauchschienen aus; sie schieben bei ihrer Kontraktion die Bauchschienen ineinander und biegen das Abdomen nach unten.

3. Musculi ventrales abdominis medii (Fig. 327 *vam*), kleine Muskeln an der Grenze des vierten, fünften und sechsten Sternites; sie entspringen an der Wand des Sternites und setzen sich an die Gelenkhaut zwischen je zwei Sterniten an. Sie wirken wie die vorigen.

4. Musculi ventrales abdominis externi (Fig. 327 *vae*), drei Paare ganz lateral gelegener, außerordentlich kleiner Muskeln, die fast ganz von der umgeschlagenen Falte des Abdomens verdeckt werden. Sie entspringen von der Bauchschiene und setzen sich an den vorderen Rand der Bauchschienen 4, 5 und 6 an.

5. Musculi transversales abdominis (Fig. 326, 327 *fa*), kleine laterale, (mit Ausnahme der letzten) paarige Muskelgruppen, welche die Rückendecke gegen den Bauch herabziehen. Die Muskelpaare bestehen aus kreuzweise übereinander liegenden, bandförmigen Muskeln; sie sind die eigentlichen Atemmuskeln, welche durch ihre Kontraktion das Abdomen verengen und die Exspiration bewirken.

Zur Information über hier nicht referierte Einzelheiten sei nochmals auf die sehr dankenswerte Arbeit von A. Bauer hingewiesen.

Der Raum gestattet es nicht, unter Berücksichtigung anderer Arbeiten über die Muskulatur der Insekten (vgl. Luks, Strauß-Dürkheim u. a.), die sich im einzelnen natürlich sehr verschieden gestalten kann, eine vergleichende Darstellung zu geben. Von neueren Arbeiten sei besonders auf die von Dürken (1907) aufmerksam gemacht, welche weit mehr bringt, als der bescheidene Titel vermuten läßt; ferner auf die sehr eingehende und schöne Darstellung von Voß (1905). — (Über die Flugmuskulatur und Extremitätenmuskulatur siehe Flügel und Extremitäten!)

B. Das Endoskelett.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen (vgl. Haut), daß bei den Insekten Teile der Cuticula in das Körperinnere verlagert werden können; da diese Verlagerung wesentlich im Zusammenhange mit dem Ansatz der Muskeln an das Chitin verständlich wird, schließen wir die Besprechung des Endoskeletts an die der Muskeln an.

Eine spezielle vergleichende Untersuchung der interessanten inneren Skelettbildungen verdanken wir in neuerer Zeit Kleuker (1883). Er konstatierte, daß innere Chitinbildungen (mit Ausnahme der Thysanuren) allen Insekten eigen sind und dem Kopfe und Thorax angehören, dem letzteren jedoch auch ganz oder teilweise fehlen können. Wo ausgebildete Fortsätze der Innenwand der Cuticula fehlen, treten doch fast allgemein niedrige Einfaltungen und Verdickungen an denjenigen Stellen auf, von welchen endoskelettale Bildungen auszugehen pflegen, sowie an den Nähten. Kleuker unterscheidet rein topographisch ventrale, dorsale und laterale Chitinfortsätze. Die beiden letzteren fehlen im Kopfe, während der Thorax alle drei Arten enthalten kann; hier fehlen die ventralen am seltensten. In manchen Fällen treten in demselben Segmente zwei ventrale (Mesothorax der Dipteren) oder zwei dorsale Fortsätze (Metathorax der Coleopteren) hintereinander auf. Teils abweichend, teils in Übereinstimmung mit älteren Autoren, wie Strauß-Dürkheim, Burmeister, Kirby u. a., wendet Kleuker folgende Terminologie an:

Tentorium für ein ziemlich regelmäßig auftretendes Stück, welches bald als Balken das Hinterhauptsloch durchsetzt, bald als brückenförmiges Gebilde sich mehr oder weniger weit vorn auf der ventralen Kopfplatte erhebt.

Endothorax für das ganze Innenskelett der Brust. Apophyse für die ventralen Fortsätze des Endothorax (Pro-, Meso-, Metapophyse), Apodem für dessen seitliche Fortsätze (Pro-, Meso-, Metapodem); Protero-, Deutero- und Tritophragma für die dorsalen Fortsätze ohne Rücksicht auf ihre Lage in den Segmenten und nur unter Berücksichtigung ihrer Lage zueinander.

Die Apophysen entspringen auf dem Sternum zwischen den Coxen; die Phragmata nehmen in vielfachem Wechsel von den Vorder- und Hinterrändern des Meso- und Metanotums ihren Ursprung. Das Proterophragma kommt immer vom Vorderrande des Mesonotums. Deutero- und Tritophragma stehen entweder auf dem Vorder- oder Hinterrande des Metanotums (Orthoptera, Coleoptera); oder das Deuterophragma geht vom hinteren Teile des Mesonotums, das Tritophragma vom Vorderrande des Metanotums (Lepidoptera) aus; oder das Tritophragma bildet bei gleicher Lage des Deuterophragmas die Hinterwand des Thoraxraumes (Diptera, höhere Hymenoptera). — Die Apodeme stehen in der Regel auf der Naht zwischen Sternum und Seitenstücken über den Gelenkpfannen.

Die inneren Chitinfortsätze sind zum größten Teil solide Bildungen, welche entweder frei auslaufen (Zinken) oder, als Leisten einen Teil der Leibeshöhle durchsetzend, sich wieder an die äußere Wand anheften (Balken), oder flächenhaft ausgebreitete Platten. Kopf- und Brustskelett stehen nicht miteinander in Verbindung, wohl aber die einzelnen Teile des Endothorax und zwar in der Regel durch Muskeln, vielfach auch durch Chitinsehnen oder schließlich durch Verwachsung (z. B. Mes- und Metapophyse von *Bombus* und *Aeschna*, Deutero- und Tritophragma der Lepidopteren).

Nach Untersuchung der Hauptordnungen der Insekten kommt Kleuker hinsichtlich der physiologischen Bedeutung des Endoskelettes zu folgender Anschauung: Es hat außer der Verstärkung des äußeren Hautpanzers die Aufgabe, den inneren Organen als Stütz- und Schutzapparat zu dienen. Sein Hauptzweck besteht darin, die Ansatzflächen für die komplizierte Muskulatur zu vergrößern und damit deren Leistungsfähigkeit zu steigern; dabei scheint mir der genannte Autor nicht genügend betont zu haben, daß auch die Verlagerung des Insertionspunktes und damit die veränderte Richtung der Muskelwirkung von großer Bedeutung sind. Daß der Endothorax, wo er entwickelt ist, Wert für die Beinbewegung hat, ergibt sich aus der Tatsache, daß stets starke Hüftmuskeln von ihm ausgehen. Hinsichtlich der Korrelation mit den Flugorganen ergibt sich allgemein, daß bei geflügelten Insekten ein den Flugmuskeln zum Ansatz dienendes Endoskelett entwickelt ist. Die ungeflügelten Insekten sind in ihrem verschiedenen Verhalten sehr interessant. Thysanuren, Pediculiden und Mallophagen besitzen überhaupt keinen Endothorax. *Melophagus* dagegen, dessen nächste Verwandte noch Flügelrudimente tragen, sowie *Pulex*, der noch laterale Platten des Meso- und Metathorax als Flügelreste aufweist, haben einen mehr oder minder entwickelten Endothorax, welcher somit jedenfalls im Zusammenhang mit dem Verschwinden der Flugorgane rudimentär wird. Dafür sprechen auch die Insekten mit geflügelten

und ungeflügelten Individuen; die ungeflügelten Aphiden haben denselben Endothorax und dessen Muskeln wie die geflügelten; das gleiche gilt für Ameisen und Termiten; bei allen aber ist der Endothorax der ungeflügelten Formen etwas schwächer ausgebildet, und dies trifft auch für die nicht fliegenden Coleopteren (*Timarcha, Meloë, Carabus*) zu.

Als Beispiel für die Rolle, welche das Endoskelett als Muskelansatz spielt, gibt Kleuker nach Strauß-Dürkheim für den Maikäfer *Melolontha vulgaris* Fabr.) folgende Übersicht (die hier gekürzt wiedergegeben ist):

1. Eine Hälfte des Streckers des Kopfes kommt von der vorderen Fläche des Proterophragmas und geht an den oberen Rand des Halsloches.
2. Der Zurückzieher der Kehlschiene läuft von der Proapophyse an die Mitte der Kehlschiene.
3. Der gerade Heber der Kehlschiene geht vom Proterophragma etwas vor dem vorigen Muskel an die Kehlschiene.
4. Der Beuger der Fühler erstreckt sich von den balkenförmigen Ausläufern der Seitenwände der Kopfrinne an den Vorderrand der Fühlerbasis.
5. Der obere Zurückzieher des Prothorax zieht vom Proterophragma zum Pronotum.
6. Der untere Zurückzieher des Prothorax verläuft von der vorderen Fläche der Mesapophyse zu der hinteren der Proapophyse.
7. Der Heber des Prothorax geht vom Proterophragma zur Proapophyse.
8. Der Zurückzieher des Proterophragmas erstreckt sich von diesem zum Deuterophragma.
9. Der Herabzieher des Proterophragmas zieht von diesem zu den Mesapodemen.
10. Der erste Beuger des zweiten Beinpaares spannt sich zwischen der äußeren Seite der Mesapophysen und dem Vorderrande der Hüfte aus.
11. Der kurze Strecker desselben läuft von der hinteren Partie der Mesapophyse zum Hinterrande der Hüfte.
12. Der lange Strecker desselben geht vom Proterophragma zum Hinterrande der Hüften.
13. Der Halter der Metapophyse zieht von der Mesapophyse zum vorderen Zinken der Metapophyse.
14. Der seitliche Beuger der Metapophyse erstreckt sich vom Tritophragma zu den äußeren Spitzen der beiden Seitenzinken.
15. Der Herabzieher des Tritophragmas verläuft von der Mitte der Seitenzinken der Metapophyse schräg nach oben und auswärts zum Tritophragma.
16. Der Zurückzieher des Flügels setzt sich einerseits an das Proterophragma, andererseits an das Deuterophragma an.
17. Der Herabzieher des Deuterophragmas geht von den äußersten Flügeln der Mesapophyse zum unteren Rande des Deuterophragmas.
18. Der Herabzieher des Flügels zieht vom Deuterophragma zum Tritophragma.
19. Der vordere Teil des Flügelhebers entspringt auf der vorderen Partie der Seiten der Metapophyse und geht zu der seitlichen und hinteren Partie des Deuterophragmas.
20. Der Halter der Flügel verläuft von den seitlichen Gruben des Tritophragmas zu den Seitenteilen des Metanotums.

21. Der erste Beuger des dritten Beinpaares erstreckt sich von der Seite des Stammes der Metapophyse zum vorderen Rande der Hüften.

22. Der fünfte Beuger zieht von den Seiten der vorderen Zinken der Metapophyse als Sehne zu der Hüfte.

23. Der erste Strecker des dritten Beinpaares entspringt seitlich vom Hinterrande der Metapophyse und setzt sich an den Hinterrand der Hüfte an.

24. Der zweite Strecker verläuft von den Enden der Seitenzinken der Metapophyse zu den hinteren Hüftenrändern.

25. Der Strecker des Trochanters geht von den Seitenzinken der Metapophyse aus zum Trochanter.

26. Der obere Zurückzieher des Hinterleibes erstreckt sich vom Tritophragma zu dem oberen Bogen des zweiten Hinterleibsringes.

Ferner stehen die ventralen Fortsätze des Endoskelettes auch in Beziehungen zum Nervensystem, das sie schützend umgeben. Kleuker ist der Ansicht, daß das Tentorium viel mehr Stützapparat für die Kopfganglien als Ansatzfläche für die Muskulatur sei. — Während für das Bauchmark überall an den inneren Skeletteilen durch Rillen, Ausschnitte oder Löcher Passagen gebildet werden, liegt der Darm den Fortsätzen auf und wird durch sie in seiner Lage erhalten.

Die Larven der ametabolen und hemimetabolen Insekten haben schon dieselbe Anlage des inneren Skelettes, das in weiterer Ausbildung den Imagines eigen ist. Dagegen entwickeln die holometabolen Insekten ihr inneres Skelett im allgemeinen erst am Ende ihres Puppenstadiums. — Das Tentorium ist auch bei Apterygoten schon wohl entwickelt.

C. Der histiologische Bau der Muskeln.

Das auf den histiologischen Bau seiner Muskeln am häufigsten untersuchte Insekt ist *Hydrophilus*. Wie bei allen Insekten haben auch hier die Muskelfasern der Mehrzahl nach nicht den morphologischen Wert von einfachen Muskelzellen, sondern von Myen, d. h. sie stellen eine Summe innig miteinander verbundener, einfacher Muskelzellen, ein Syncytium dar, das eine einzige besonders dicke Muskelfaser liefert. Die Muskelfaser besteht ihrerseits aus einer peripherischen Hüllhaut, dem Sarcolemma (oder Myolemma), welche den gesamten Inhalt der Faser umschließt. Dieser besteht aus dem Sarcoplasma (Myoplasma), in welches die mehr oder minder zahlreichen Kerne und die kontraktilen quergestreiften Myofibrillen eingelagert sind. Die Kerne liegen entweder peripherisch am Sarcolemma (z. B. Oestridenlarven) oder zwischen den Myofibrillensäulchen (niemals in diesen letzteren) im fibrillenfreien Myoplasma (Myosarc), das bei peripherischer Lage der Myofibrillen eine Plasmaachse des Myons bildet, welche die Kerne enthält (z. B. *Myrmica rubra* L., *Vespa crabro* L. u. a.). Die Sarcoplasmamasse zwischen den Muskelsäulchen bedingt im Querschnitt durch die Faser die sogenannte Cohnheimsche Felderung (Interkolumnärsubstanz). In manchen Fällen sind nur einige (oder ein) achsial gelegene Fibrillenbündel entwickelt, welche durch eine breite, die Kerne enthaltende Myoplasmazone von dem Myolemma getrennt sind. Durch diese Zone treten die Quernetze hindurch zum Myolemma (Fig. 328). Übrigens ist die Anordnung der Muskelsäulchen und Muskelleisten eine recht mannigfaltige und das Massenverhältnis des Myosarcs zu den Myofibrillen sehr variabel.

Die kontraktilen Elemente (Myofibrillen) haben die Neigung, sich in der Faser in bestimmter, übrigens aber verschiedener Weise zu Gruppen zu ordnen. Jede Myofibrillengruppe (im Querschnitt als Fibrillenfeld erscheinend) bildet ein Muskelsäulchen oder bei peripherischer Lagerung eine Myofibrillenleiste. Der Länge nach werden diese Säulchen durch Quernetze in hintereinander gelegene Segmente zerlegt, welche unter-



Fig. 328.

Stück einer Muskelfaser mit sehr starker Sarcoplasmaschicht von *Gastrus equi* Fabr. Längsschnitt; vergr. (Enderlein 1900.)

sl Sarcolemma. *sp* Sarcoplasma. *n* Kerne. k_1 Krausesche Querscheibe. k_2 dieselbe bei ihrem Durchtritt durch das Sarcoplasma. k_3 Krausesche Querscheibe, die sich im Plasma nicht mit einer anderen vereinigt.

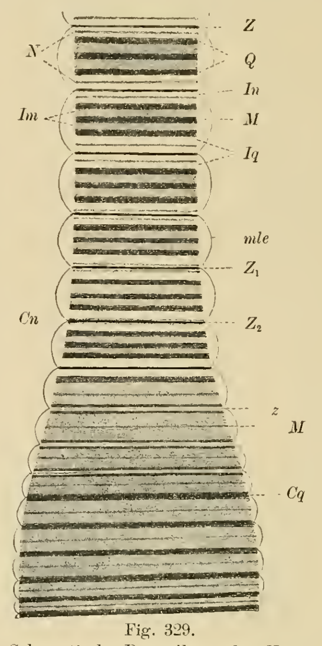


Fig. 329.

Schematische Darstellung des Kontraktionsvorganges an einer quergestreiften Muskelfaser zweiten Grades. (K. C. Schneider 1902 nach Rollet.)

Z Zwischenstreifen. Z_1 und Z_2 zeigen die Annäherung von *N* zur Bildung des Kontraktionsstreifens *(Cn)* *Q* anisotroper Querstreifen. *In* isotroper Nebenstreifen. *M* anisotroper Mittelstreifen. *Iq* isotroper Querstreifen. *mle* Myolemma. *Cq* anisotroper Kontraktionsstreifen. *Im* isotroper Mittelstreifen. *N* anisotrope Nebenscheibe.

einander gleich sind. Die Quernetze vermitteln zugleich eine Verbindung der Myofibrillen untereinander und mit dem Sarcolemma und gliedern die ganze Faser in hintereinander gelegene Fächer. Wo die Quernetze oder Querscheiben in das Sarcolemma übergehen, finden sich oft (namentlich am kontrahierten Muskel scharf ausgeprägte) ringförmige Einschnürungen der ganzen Faser. „Jedem Fach entspricht ein funktionell selbständiges Segment der Fibrillen, an dem man schwärz-

bare (Eisenhämatoxylin), doppeltbrechende (anisotrope) und nicht schwärzbare, einfach brechende (isotrope) Abschnitte unterscheidet" (K. C. Schneider 1902). Die echten Querstreifen werden nur von isotroper (*J*) und anisotroper (*A*) Substanz gebildet, während die Zwischenstreifen den die Fächer abgrenzenden Quernetzen entsprechen und sich bei der Kontraktion nicht verändern. Die Komplikation der echten Querstreifung ist häufig bei den Insekten sehr groß (vgl. Fig. 329) und entspricht dann dem Schema der Streifung zweiten Grades.

Vielfache Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, daß die doppelt brechende Substanz im nicht kontrahierten Zustande der Fasern starkes Lichtbrechungsvermögen und intensive Färbbarkeit (Hämatoxylin) besitzt, im Zustande der Kontraktion dagegen schwach lichtbrechend und wenig färbbar erscheint. Eine Parallele zwischen Doppelbrechung und Färbbarkeit besteht somit nicht. Ausnahmen von dieser Regel scheinen gelegentlich vorzukommen.

Zu einer von dieser allgemein herrschenden Auffassung des Baues der quergestreiften Muskelfaser wesentlich abweichenden Anschauung gelangt Münch (1903); er sieht in der Querstreifung nicht den Ausdruck einer metameren Anordnung von anisotroper und isotroper Substanz, sondern einer spiraligen anisotropen Durchwindung. Die Muskelfaser sei ein unteilbares Ganzes; „das kontraktile Einheitselement ist weder in der Fibrille, noch im Disc, noch im sarcous élément zu suchen, sondern in dem Gesamtgebilde, zu dem diese Bruchstücke das Baumaterial darstellen: das eigentliche kontraktile Prinzip ist die anisotrope Scheibenspirale, die, durch doppelte interanisotrope Kräfte in ihrer Lage festgehalten, die Faser durchwindet" (vgl. Theorie der Muskelkontraktion).

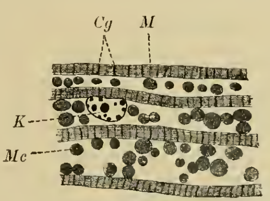


Fig. 330.
Flugmuskulatur von *Hydrophilus piceus* L. Vergr. (K. C. Schneider 1902.)
Mc Myochondren. *K* Muskelkern. *M, Cg* anisotrope Querstreifen.

Als Einschlüsse nicht genügend bekannter Natur kommen im Sarcoplasma Körnchen (Myochondren) vor, die als sog. interstitielle Körnchen z. B. in den Flugmuskeln von *Hydrophilus* eine beträchtliche Anzahl und Größe erreichen (Fig. 330). K. C. Schneider (1902) sieht in ihnen Träger von Nährstoffen für die Muskelfaser. Nach Thulin (1908) tritt bei *Ergates faber* L. (Coleoptera) ein Teil des Fettkörpers zu den Muskelfasern in physiologische Beziehung, deren morphologischer Ausdruck die fraglichen Körner sind, welche sowohl in den Muskeln (Sarcosomen) als in den Fettzellen (Fettzellengranula) vorhanden sind und in ihrer Größe und Färbbarkeit vollkommen übereinstimmen. Die „Sarcosomen" der Skelettmuskulatur sind kleiner als die der Flugmuskeln und analog verhalten sich die Granula der entsprechenden Fettzellen. Die Granula werden möglicherweise in den Fettzellen gebildet und wandern dann in die Muskeln ein (vgl. Holmgren). Thulin (1909) schlägt für diese Zellen die Bezeichnung „Sarcosomocyten" vor. Sie liegen gewöhnlich locker angeheftet in der Leibeshöhle, durchkreuzen die weiten Muskelinterstitien und nehmen an ihrer freien Fläche Nahrung aus dem Blute und Sauerstoff aus den Tracheen auf.

Die einzelnen Muskelfasern bilden, miteinander zu verschieden mächtigen Komplexen vereinigt, die Muskelbündel oder Muskeln schlecht-

hin; doch können die Fasern auch isoliert bleiben oder nur in lockerem Zusammenhange mit anderen Fasern stehen.

Wo es zur Ausbildung von Muskelnetzen kommt (Pleura des Darms z. B.), treten die Fasern durch quere, in verschiedenen Winkeln abtretende Zweige miteinander in Verbindung.

Die Flugmuskulatur der Insekten ist nach Münch (1903) gegen die vielfach vertretene Auffassung nicht als grundsätzlich von anderen Muskeln verschieden gebaute Muskelart aufzufassen. „Die . . . scheinbar regellose . . . Fibrillenmasse zeigt sich in schönster Regelmäßigkeit zu Faserindividuen von 200—300 μ Kaliber geordnet, die von einem deutlichen Sarcolemmaschlauch umschlossen werden. Dieses Sarcolemma ist dicht umsponnen von einem ungemein reich verzweigten Tracheengeäst, aber niemals dringt eine Trachee ins Innere des Sarcolemmaschlauches hinein" (gegen Cajal, Holmgren), „vielmehr heften sich die Tracheen an seine Außenfläche fest, ähnlich wie Baumwurzeln einen Felsen umklammern. Dies ist wohl zusammen mit dem gewaltigen Kaliber der Fasern der Hauptgrund, warum alle Versuche mißlangen, diese Fasern durch Zerzupfen als unversehrte Individuen zu isolieren, indem der Sarcolemmaschlauch von dem festhaltenden Tracheengeäst zerrissen wird und so die Pseudofibrillen (Primitivbündel, Muskelsäulchen) herausquellen". Münch überzeugte sich an der Libellenlarve davon, daß sich jede Faser der Flügelmuskulatur als scharf gesondertes Individuum entwickelt.

Außer den entschieden vorherrschenden quergestreiften Muskeln kommen bei zahlreichen (allen?) Insekten auch glatte Muskelfasern vor. Hagen beschreibt solche aus den Schwanzkiemen der *Euphaea*-Larve (Odonata), während Vosseler (1891) in den „Fächermuskeln" des Herzens von Coleopteren, Lepidopteren, Dipteren, Orthopteren, Ephemeriden, Plecopteren, Neuropteren, Trichopteren und Rhynchoten glatte Fasern oder diese ausschließlich von glatten Fasern gebildet fand. Ebenso glaubt Vosseler in der Pleura des Darms von Coleopteren, Lepidopterenlarven, Orthopteren und Hymenopteren sowie am Uterus von *Carabus*, den Gonoducten von Lepidopteren und Orthopteren glatte Muskelfasern nachgewiesen zu haben. Demnach wären glatte (und atypisch quergestreifte) Muskelfasern bei den Insekten weiter verbreitet, als im allgemeinen angenommen wurde.

Muskelansatz.

Über den Ansatz der Muskeln an das Skelett gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Es werden folgende Auffassungen vertreten: 1. Die Muskelfasern setzen sich an das Epiderm an und haben keinen direkten Zusammenhang mit der Cuticula (Weismann 1864, Viallanes 1882). — 2. Die Muskelfasern setzen sich direkt an die Cuticula an (Hecht 1899, Pantel 1898, de Sinéty 1901, Holmgren 1902, Snethlage 1905). — 3. Die Myofibrillen treten mit Epidermalfibrillen in Verbindung, welche sich an die Cuticula ansetzen (Leydig 1885, de Sinéty 1901, Janet 1902, Henneguy 1906, Pérez 1910, P. Schulze 1911).

Nach Snethlage (1904-05) ist der Muskel nicht am Epiderm, sondern unmittelbar am Chitin der Cuticula befestigt (Fig. 331). Peripherisch geht das Myoplasma ohne Grenze in das Plasma der Epithel-

zellen, das Myolemma in die Basalmembran des Epiderms über. „Die unmittelbar unterhalb des Chitins liegenden Muskelzellen (deren Kerne an Gestalt den Muskelkernen gleichen, sich aber wie Hypodermiskerne färben), haben sowohl Muskelfibrillen als Chitin gebildet. Man könnte sie auffassen als Epithelmuskelzellen, da sie die Funktion beider Gewebe ausführen." Diese Auffassung Snethlage's ist unzweifelhaft irrtümlich.

Henneguy (1906) suchte die Frage nach der Muskelinsertion durch das Studium der Embryogenesis zu entscheiden. Die Epidermschicht ist zunächst natürlich vollkommen kontinuierlich, und die Muskeln endigen an deren Basis. Es treten dann feine Fibrillen in den Epidermzellen auf, welche sich von der Cuticula bis zur Basalmembran erstrecken und die Myofibrillen bis zur Cuticula verlängern. Diese „Tonofibrillen" sind viel zarter als die Myofibrillen und kaum färbbar und in diesem jugendlichen Zustande leichter von den Myo-

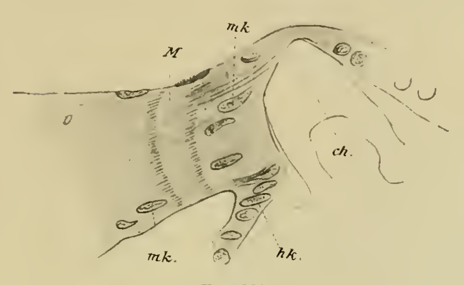


Fig. 331.
Muskelansatz aus dem Kopfe einer Larve von *Tenebrio molitor* L. Vergr. 500 : 1. (Snethlage 1904.)
M Muskel. *mk* Muskelkerne (rechts im Bilde nahe dem Chitin[-*ch*-]Muskelkerne nach Snethlage's Auffassung, in Wirklichkeit Epidermkerne). *hk* Epidermkerne.



Fig. 332.
Insertion imaginaler Thoraxmuskeln (Musciden). Vergr. 480 : 1. (Pérez 1910.)

fibrillen zu unterscheiden, denen sie später sehr ähnlich werden, ohne jedoch die Querstreifung zu erhalten. Die Tonofibrillen gruppieren sich peripherisch um die zentrale kernhaltige Plasmamasse der Epidermzelle, die sie erst später vollkommen ausfüllen und so in eine fibrilläre Masse verwandeln können. Indem diese Umgestaltung auf mehrere Epidermzellen übergreift, deren Kerne gewöhnlich verschwinden, wird die dem Muskelansatz entsprechende Epidermpartie zu jener Sehne, in deren Bereich das ektodermale Hautepithel unterbrochen erscheint. Differenzieren sich die Tonofibrillen nur an der Peripherie jeder Zelle, so scheinen sie zwischen den Zellen (interzellulär) zu liegen. — Henneguy kommt somit zu der Auffassung, die von vornherein die größte Wahrscheinlichkeit für sich hatte, daß der Ansatz des Muskels an die Cuticula stets durch Vermittlung einer epidermalen Sehne stattfinde. Ich selbst bin durch das Studium der Muskelansätze an den Darm und durch gelegentliche Beobachtungen an verschiedenen Insekten zu derselben Überzeugung gelangt (vgl. die obengenannten Autoren). Die Tonofibrillen, welche entweder eine einheitliche Sehne bilden oder in Gestalt mehrerer Sehnen vom Muskelende ausgehen (Fig. 332), durch-

setzen oft die innere Schicht der Cuticula, um sich an deren oberflächliche härteste Lage anzusetzen (Fig. 333).

Theorie der Muskelkontraktion.

M'Dougall (1897) sieht in den Segmenten der Muskelsäulchen mit Flüssigkeit gefüllte Kammern, welche allseitig von einer Membran begrenzt sind. Seine meiner Überzeugung nach völlig verfehlte Theorie der Kontraktion basiert auf der Annahme osmotischer Vorgänge.

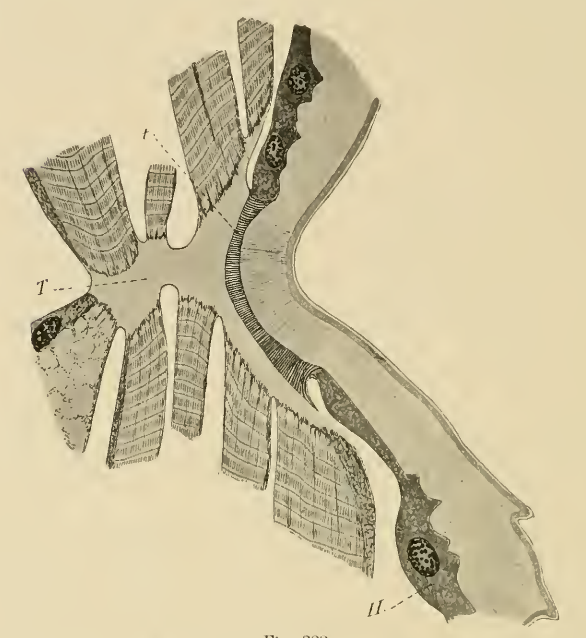


Fig. 333.
Muskelinsertion bei einer Fliegenlarve. Vergr. 480 : 1. (Pérez 1910.)
H Epiderm. *T* gemeinsame Sehne. *t* Tonofibrillen.

Die Kontraktion jedes Muskels und damit seine Wirkung auf seine Ansatzflächen beruht nach der herrschenden Ansicht (die darum noch nicht zutreffend zu sein braucht) auf einer Verkürzung der Myofibrillen, wobei zugleich das Muskelsäulchen dicker wird. Gutherz (1910) konstatierte an den Beinmuskeln von *Hydrophilus* bei der kontrahierten Faser (Fig. 334) einen mehr eckigen Querschnitt. „Ferner erscheint der Querschnitt der kontrahierten Faser bedeutend heller, als der der unkontrahierten, was auf der schwächeren Lichtbrechung der kontraktilen Elemente beruht. — Die hellen Räume treten in der

erschlafften Faser viel deutlicher hervor, während sie in der kontrahierten meist schmäler sind." Die Fibrillenfelder sind in der kontrahierten Faser bedeutend größer als in der nicht kontrahierten, in welcher sie von unregelmäßiger, häufig rundlicher Form sind, während sie bei der tätigen Faser polygonale Umrisse annehmen. Eine weitere mikroskopische Analyse der Kontraktion der Muskelsäulchen erscheint nach Gutherz vorläufig nicht möglich.



Fig. 334.
Querschnitt einer ruhenden Muskelfaser aus den Muskeln des Hinterbeins von *Hydrophilus piceus* L. Vergr. 500 : 1. (Gutherz 1910.)

Die interstitiellen Körnchen (Myochondren) treten nach Gutherz (1910) nur im kontrahierten Querschnitt (*Hydrophilus*) deutlich hervor und liegen meist in den Knotenpunkten des hellen Geäders (Myoplasma), welches an lebenden Muskelfasern seiner Ausdehnung nach viel geringer erscheint, als an fixierten, weil die Fixierung eine Schrumpfung der Muskelsäulchen bewirkt. Eine Zählung der Myofibrillenfelder ergab auf 1 qmm ungefähr 840,000 (ob in der ruhenden oder kontrahierten Faser, ist zweifelhaft). Die interstitiellen Körnchen treten nach Durchgang der Kontraktionswelle wieder in derselben Lagerung und Größe auf. Die von Holmgren vertretene (sehr unwahrscheinliche) Ansicht, daß die Körnchen vor jeder Kontraktion aufgelöst und in das Muskelsäulchen aufgenommen werden, weist Gutherz mit Recht zurück.

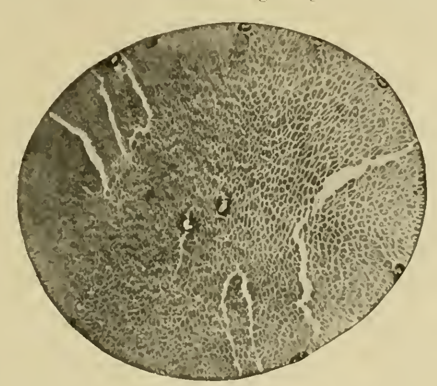


Fig. 335.
Querschnitt einer kontrahierten Faser (Muskeln des Hinterbeins von *Hydrophilus piceus* L.). Außer mehreren dem Sarcolemma anliegenden zwei atypisch zentral gelegene Kerne. Vergr. ca. 415 : 1. (Gutherz 1910.)

Die Theorie der Muskelkontraktion, welche annimmt, daß bei der Kontraktion eine Aufnahme von Sarcoplasmabestandteilen in die Muskelsäulchen stattfinde (Meigs 1908), lehnt Gutherz ab mit dem Hinweise darauf, daß im lebenden Muskel die Menge des Sarcoplasmas so minimal sei, „daß keine irgendwie nachweisbare Quellung der kontraktilen Substanz infolge von Wasseraufnahme aus dem Sarcoplasma anzunehmen ist". Auch Hürthle (1909) schon war nicht in der Lage, auf Grund von Messungen

an der überlebenden Faser eine Quellung der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen oder des Sarcoplasmas festzustellen. — Die ganze Quellungstheorie erscheint mir von Grund auf verfehlt.

Münch (1903), dessen Auffassung vom Bau der Muskelfaser oben kurz dargelegt worden ist, kommt natürlich zu einer ganz anderen Theorie der Kontraktion, die er in folgendem Satze zum Ausdruck bringt: „Nicht die Faser zieht sich zusammen, sondern der in ihrer Scheibenspirale kreisende Kraftstrom zieht die Faser zusammen. Die Verkürzung ist kein Problem des primären Stofftransportes, sondern ein Problem der Elektro-Dynamik. Die bei der Kontraktion sichtbaren Formveränderungen sind also nicht Ursache, sondern Wirkung der Kontraktion." Dabei weist Münch auf die stromleitende Spirale mit enger Windung und geringer Starrheit hin, welche sich, vom elektrischen Strome durchkreist, verkürzt. Wir müssen es uns leider versagen, die sehr interessanten Darlegungen Münch's hier in extenso wiederzugeben, und uns darauf beschränken, die Lektüre der Originalmitteilung jedem zu empfehlen, der sich für das schwierige Problem der Muskelkontraktion interessiert.

Die Muskelkraft der Insekten.

Über die Muskelkraft der Insekten suchte Plateau (1865) genauere Daten zu gewinnen. Es ist bekannt, daß die Leistung der Insektenmuskeln namentlich im Dauerfluge (Hymenoptera, Odonata, wandernde Lepidopteren usw.) und im Sprunge (Puliciden, springende Orthopteren, Coleopteren und Rhynchoten) sowie beim Graben (*Gryllotalpa*, *Necrophorus*, Lamellicornia usw.) eine auffallend hohe ist. Plateau konstatierte, daß bei den Hexapoden die Muskelkraft im umgekehrten Verhältnis zur Körpergröße stehe, also bei kleinen Tieren verhältnismäßig bedeutender ist als bei großen. Ein *Mecostethus grossus* Serv. vermag 1,6 seines Körpergewichtes, *Stenobothrus parallelus* Fisch. sogar 3,3 seines Gewichtes im Sprunge zu tragen. Fliegend vermag *Bombus terrestris* L. 0,63, *Apis mellifica* L. 0,78, *Sphex sabulosa* Fabr. 0,636 ihres Körpergewichtes zu tragen. Ziehend oder schiebend können die Insekten natürlich noch viel größere Lasten bewegen, und ihre Leistung erscheint besonders hoch, wenn zahlreiche Individuen (Ameisen) einen schweren Körper (Kadaver eines Säugetieres oder Vogels usw.) fortbewegen. Wir geben hier nur einige Daten wieder: Der große *Carabus auratus* L. vermag das 17,4 fache seines Körpergewichts ziehend zu bewegen, die viel kleinere *Nebria brevicollis* Fabr. das 25,3 fache; *Melolontha vulgaris* Fabr. das 14,3-, die kaum halbsogroße *Anomala Frischii* Fabr. das 24,3 fache ihres Körpergewichtes; *Donacia nymphaeae* F. 42,7, *Crioceris merdigera* L. 39,2, *Bombus terrestris* L. 16,1, *Psithyrus rupestris* F. 14,5, *Apis mellifica* L. 20,2 mal ihr Körpergewicht. — *Ontophagus nuchicornis* L. schiebt 92,9, *Geotrupes stercorarius* L. 28,4 und *Oryctes nasicornis* L. nur 3,2 mal sein Körpergewicht.

Literaturverzeichnis.

Amici. Sulla fibra muscolare. Nuovo Cimento. Vol. 9. 1859.

Aubert. Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1853.

Basch, S. Skelett und Muskeln des Kopfes von *Termes*. Ebenda. Bd. 15. 1865.

Bauer, A. Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Ebenda. Bd. 95. 1910.
Bibikoff, P. v. Zur Muskelkraft der Insekten. Natur. Bd. 17. 1868.
Biedermann, W. Zur Lehre vom Bau der quergestreiften Muskelfaser. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl. 3. Abt. Bd. 74. 1877.
Brücke, E. Untersuchungen über den Bau der Muskelfaser mit Hilfe des polarisierten Lichtes. Denkschr. der Math. Nat. Kl. d. K. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. 15. 1866.
Bütschli, O., und W. Schewiakoff. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891.
Cajal, R. y. Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des Insectes. Internat. Monatsschr. f. Anat. Phys. Bd. 5. 1888.
Carlet, G. Sur les muscles de l'abdomen de l'Abeille. C. R. Acad. Sc. T. 98. 1884.
— Sur le mode de locomotion des Chenilles. C. R. Acad. Sc. T. 107. 1888.
Ciaccio, G. V. Dell' anatomia minuta di quei muscoli che negl' Insetti muovano le ali. Rend. Accad. Sc. Bologna 1882.
— Id. Nuove osservazioni. Ebenda. 4. sér. T. 8. 1887.
Cohnheim. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern. Virchows Arch. f. Pathol. Anat. Physiol. Bd. 34. 1865.
Doenitz, W. Beiträge zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. Physiol. 1871.
Dürken, B. Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool. 87. Bd. 1907.
Enderlein, G. Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. Arch. Micr. Anat. 55. Bd. 1900.
Frédéricq, L. Note sur la contraction des muscles striés de l'Hydrophile. Bull Acad. Roy. Belgique. 2. sér. T. 41. 1876.
Grunmach, E. Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern bei den Insekten. Berlin 1872.
Gutherz, S. Zur Histologie der quergestreiften Muskelfasern, insbesondere über deren Querschnittsbild bei der Kontraktion. Arch. Mikr. Anat. Bd. 75. 1910.
Hagen, H. A. Kiemenüberreste bei einer Libelle. Glatte Muskelfasern bei Insekten. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
Henneguy, L. Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. C. R. Ass. Anat. 8. Réun. 1906.
Hensen, V. Über ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfaser. Arb. d. Kieler physiol. Institutes. 1868.
Heppner, C. L. Über ein eigentümliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfaser. Arch. Mikr. Anat. Bd. 5. 1869.
Holmgren, E. Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skand. Arch. Phys. Leipzig. 21. Bd.
— Über die Sarcoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz. 31. Bd. 1907.
— Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Arch. Mikr. Anat. 71. Bd. 1908.
Hürthle. K. Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustande und über seinen Aggregatzustand. Biol. Centralbl. 27. Bd. 1907
— Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von *Hydrophilus* im ruhenden und tätigen Zustand. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 126. 1909.
Janet, Ch. Sur les muscles des Fournis, des Guêpes et des Abeilles. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 121. 1895.
— Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. 12. Note. Structure des membranes articulaires des tendons et des muscles. Limoges 1895.
— Sur un organe non-décrit du thorax des fourmis ailées. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 143. 1906.
— Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la reine de la Fourmi (*Lasius niger*). Limoges 1907.
Kölliker, A. Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
Krause, W. Die Querlinien der Muskelfasern in phylogenetischer Hinsicht. Zeitschr. f. Biologie. München. Bd. 5. 1869. Ibid. Bd. 6. 1870. Bd. 7. 1871.
Künckel d'Herculais, J. Sur le développement des fibres musculaires striées chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 75. 1872.
Lebert. Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux. Ann. Sc. Nat. Zool. Vol. 11. 1849.

Limbeck, R. v. Zur Kenntnis des Baues der Insektenmuskeln. Sitzungsber. Kais. Acad. Wiss. Wien. Bd. 91. 1885.

Lowne, B. On the Histology of the Muscles of the Fly and their Relation to the Muscles of vertebrates. Journ. Quekett. Mikr. Club. 2. sér. Vol. 3. 1887.

Lubbock, J. Arrangement of cutaneous Muscles of the Larvae of *Pygaera bucephala*. London 1858.

Luks, C. Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. 1883.

M'Dougall, W. On the Structure of Cross-striated Muscle and a suggestion as to the Nature of its Contraction. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 31. 1897.

Margo. Neue Untersuchungen über Entwicklung, Wachstum, Neubildung und feineren Bau der Muskelfasern. Denkschr. K. K. Acad. Wiss. Wien. Bd. 22. 1862.

Mayer, S. Zur Histologie des quergestreiften Muskels. Biol. Centralbl. 1884.

— Die sogenannten Sarcoplasten. Anat. Anz. 1886.

— Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. Zeitschr. d. Heilkunde. Bd. 8. 1887.

Meigs, E. B. The Structure of the Element of Cross-striated Muscle, and the Changes of Form which it undergoes during Contraction. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8. 1908.

Merkel, F. Der quergestreifte Muskel. Arch. Micr. Anat. Bd. 9. 1872/73.

Müller, G. E. Theorie der Muskelkontraktion. 1. T. Leipzig 1891.

Münch, K. Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser der optische Ausdruck ihrer spiraligen anisotropen Durchwindung. Arch. Mikr. Anat. 62. Bd. 1903.

Plateau, F. Sur la force musculaire des Insectes. Bull. Acad. Roy. Belgique. 2. sér. Vol. 20 u. 22. 1865. 1866.

— Recherches sur la force absolue des muscles des Invertébrés. Bull. Acad. Belg. T. 7. 1884.

Poletajeff, N. Die Flügelmuskeln der Lepidopteren und Libelluliden. Zool. Anz. 1880.

Ranvier, L. Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.

Renaut, J. Sur les disques accessoires de la zone des disques minces des fibres musculaires striées. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.

— Seconde note sur les disques N. accessoires des disques minces. Ebenda.

Retzius, G. Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Biolog. Untersuchungen. Stockholm 1881.

— Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. 1. Muskelfibrille und Sarcoplasma. Stockholm 1898.

Riley, W. A. Muscle Attachment to the Body Wall in the Nymphs of *Anax*. Science (2). Vol. 27. 1908.

Rollet, A. Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. 1. T. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. 49. 1885. — 2. T. Ebenda. Bd. 51. 1886.

— Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Ebenda. Bd. 53. 1887.

— Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. Ebenda. 1891.

— Über die Streifen N. (Nebenscheiben), das Sarcoplasma und Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. Mikr. Anat. Bd. 37. 1891.

Sánchez, D. L'appareil réticulaire de Cajal-Fusari des muscles striées. Trav. Lab. Rech. Biol. Madrid. T. 5. 1907.

Schaefer, E. A. On the minute structure of the Muscle Columnes or Sarcostyles which forms the Wing-Muscles of Insects. Proceed. Royal Soc. London. Vol. 49. Part 4. 1891.

Snethlage. E. Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Zool. Jahrb. Abt. Morph. 21. Bd. 1905.

Thulin, J. Morphologische Studien über die Frage nach der Ernährung der Muskelfasern. Skand. Arch. Phys. Leipzig. 22. Bd.

— Studien über den Zusammenhang granulärer interstitieller Zellen mit den Muskelfasern. Anat. Anz. 33. Bd. 1908.

Veratti, E. Ricerche sulla fine Struttura della fibra muscolare striata. Mem. del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere. Vol. 19. Fasc. 6. 1902.

Verhoeff, K. Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biol.-physiol. Beiträgen. Nova Acta Leop. Carol. 84. Bd. 1905.

Verson, A. Zur Insertionsweise der Muskeln. Sitzungsber. K. K. Acad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl. Vol. 57. 1. Abt. 1868.

Voß, F. Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. 2. T. Die Muskulatur. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. Bd. 1905.
Vosseler, J. Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen 1891.
Wagener, G. R. Über die Querstreifen der Muskeln. Sitzungsber. Ges. z. Beförd. der ges. Naturw. Marburg. No. 2. 1872.
Wagner, A. Über die Muskelfaser der Evertebraten. Arch. Anat. Physiol. 1863.
Woodworth, C. W. The leg tendons of Insects. Amer. Natural. Vol. 42. 1908.

8. Kapitel.

Geschlechtsorgane.

Von Prof. **Dr. P. Deegener**, Berlin.

Inhaltsübersicht.

A. Allgemeines.

Die Geschlechtsorgane der Insekten lassen zunächst zwei verschiedene Bestandteile unterscheiden: Die keimbereitenden Drüsen (Gonaden), in welchen im weiblichen Geschlechte (Ovarium) die Eier,

im männlichen (Hoden, Testes, Testiculi) die Spermatozoen (Samenzellen) produziert werden, — und zweitens die Ausführungsgänge (Gonodukte). Diese sind wie die Gonaden ursprünglich paarig, stehen stets in direkter Verbindung mit den Keimdrüsen und heißen im weiblichen Geschlechte Eileiter oder Ovidukte, im männlichen Samenleiter oder Vasa deferentia (Spermodukte). In beiden Geschlechtern können sich ihre hintereinander gelegenen Abschnitte zur Arbeitsteilung verschieden differenzieren und besondere Anhangsorgane als Ausstülpungen ihrer Wand zur Ausbildung bringen.

Die paarigen und nur selten (Lepidoptera, Plecoptera, Scolytidae) miteinander sekundär verschmolzenen Hoden bestehen aus einer verschiedenen Anzahl von Hodenschläuchen oder Follikeln; aus diesen treten die Vasa efferentia als zarte Röhren aus, um das Sperma zunächst in das einer Follikelgruppe (einem Einzelhoden) zugehörige Vas deferens überzuleiten. An den Vasa deferentia unterscheidet man gewöhnlich rein morphologisch einen distalen paarigen und einen proximalen unpaaren Abschnitt; letzterer pflegt (eigentlich nur dann mit Recht, wenn seine Wandung muskulös ist) als Ductus ejaculatorius oder auch als unpaares Vas deferens bezeichnet zu werden; er fehlt in manchen Fällen bei primitiven Insekten (*Protapteron*, Eosentomiden, Acerentomiden, *Labidura*, Ephemeriden), und dann münden die beiden primären Vasa deferentia gesondert aus; es sind also zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden, deren der Mehrzahl der Insekten nur eine zukommt. — Die paarigen Vasa deferentia können ihrerseits wieder in leitende aufbewahrende (Vesiculae seminales als erweiterte Partien) und drüsige Abschnitte zerfallen oder mit Anhangsdrüsen ausgestattet sein. Auch der Ductus ejaculatorius, der in größerer oder geringerer Ausdehnung muskulöse Wände zu haben pflegt, kann Anhangsdrüsen besitzen und mündet gewöhnlich in einen mehr oder minder kompliziert gebauten Kopulationsanhang, den Penis, ein (im einzelnen vgl. den speziellen Teil!).

Im weiblichen Geschlechte bilden primär und in der Regel die Ovarien paarige Gruppen von Eiröhren oder richtiger Eisträngen (Ovariolen), welche den Hodenfollikeln entsprechen und in sehr verschiedener Anzahl auftreten können. An der einzelnen Eiröhre unterscheidet man den distalen, vom blinden Ende ausgehenden Endfaden (Filum terminale), die Endkammer und die Eifächer (näheres siehe Histiologie). Die Gruppierung der Ovariolen an den Ovidukten ist recht verschieden. Groß (1903) unterscheidet mit Stein (1847) folgende Bautypen des Insektenovariums:

1. Die büschelförmigen Eierstöcke (Ovaria fasciculata) bestehen aus unbestimmt vielen Eiröhren, die dem gerade abgestutzten oder flach bogenförmig zugerundeten Ende eines trichter- oder glockenförmigen Eierkelches aufsitzen (*Lepisma*, Hemiptera, Siphonaptera, *Chrysopa*, Diptera brachycera Lepidoptera, Coccinellidae, Hymenoptera).

2. Die ästigen Eierstöcke (Ovaria ramosa). Auch bei ihnen liegen die Eiröhren in gleicher Höhe zu einem Bündel vereinigt, aber der Eierkelch ist nicht ein einfacher becherförmiger, sondern ein mehrfach gabelästiger, und die Eiröhren sitzen um die Enden der einzelnen Gabeläste.

3. Die traubenförmigen Eierstöcke (Ovaria racemosa) bestehen aus einem langen schlauchartigen oder kurz sackförmigen Eierkelch, der auf seiner Oberfläche mit gewöhnlich zahlreichen Eiröhren

besetzt ist (Ephemeriden, Diptera nematocera, Lampyriden, Cantha-riden, Telephoriden).

4. Die kammförmigen Eierstöcke (Ovaria pectinata) bestehen aus einem langgestreckten Eierkelch, dessen äußerer Seite die Eiröhren in einfacher oder doppelter Reihe aufsitzen (Odonata, Panorpata).

5. Der unpaare, doppelt kammförmige Eierstock (Ovarium impar duplicato-pectinatum) besteht aus einem einzigen sackförmigen Eierkelch, der auf beiden Seiten mit kammförmig gestellten Eiröhren besetzt ist. Er kommt nur bei einigen Brachelythren und *Trichopteryx* vor.

6. Der hufeisenförmige Eierstock (Ovarium arcuatum). Die beiden Eierkelche sind vorn verwachsen und bilden ein mit zahlreichen Eiröhren besetztes Hufeisen, dessen Bogen über dem Darm liegt, während seine Schenkel sich in die beiden Ovidukte fortsetzen (Plecoptera, *Sialis*).

Die paarigen Ovidukte vereinigen sich in der Regel zu einem mehr oder minder langgestreckten, unpaaren Ovidukt, dessen distaler Abschnitt gewöhnlich als Uterus, der proximale, mit der Genitalöffnung (Vulva) ausmündende, als Vagina bezeichnet wird, wenn er bei der Kopulation den Penis aufnimmt. — Wo sich die Ovidukte nicht miteinander vereinigen, ist die Genitalöffnung paarig (Ephemeriden, *Protapteron*, *Leucotermes*). In gewissen Fällen kann der ganze Genitalapparat sekundär unpaar werden (*Chermes*).

Als Anhangsorgane der weiblichen Gonodukte können entwickelt sein:

1. Eine Bursa copulatrix (Begattungstasche), welche den meisten Rhynchoten, den Dipteren und den Hymenopteren z. T. als besonderer Anhang fehlt und bei den Lepidopteren in der Regel gesondert ausmündet.

2. Organe zur Aufnahme und Aufbewahrung des bei der Kopulation empfangenen Spermas, welche in der Ein- oder Mehrzahl (Orthoptera pr. p., Cicaden, Dipteren, einige Coleopteren [*Agriotes*, *Pyrophorus*]) vorhanden sind: Receptacula seminis (Samentasche, Samenblase, Samenbehälter).

3. Anhangsdrüsen verschiedener Natur (Glandulae accessoriae). Als solche sind bei den oviparen Insekten vielfach die sogenannten Glandulae sebacea (= Schmier- oder Talgdrüsen) entwickelt, für welche wohl besser die Bezeichnung Glandulae ferruminiferae (= Kittdrüsen) anzuwenden wäre, da es sich in ihrem Sekret nicht um Talg, sondern um eine Kittsubstanz handelt, durch deren Vermittlung die Eier angeklebt werden, oder welche eine Ootheca (Eierkapsel) zur Aufnahme der Eier formt (z. B. *Periplaneta* u. a.).

Wie die Keimdrüsen selbst phylogenetisch als Reste des Coeloms (Gonocoel) angesehen werden können, dürfen wir mit Wahrscheinlichkeit auch die Gonodukte als umgewandelte Nephrodukte auffassen, welche die Gonadenhöhle ebenso mit der Außenwelt in Verbindung setzen wie die Nephridien die sekundäre Leibeshöhle da, wo diese (außer in dem Gonocoel) erhalten geblieben ist (Anneliden, Mollusken). Und wie die Gonocoelien von ihrer ersten Entstehung an paarig sind und es zumeist auch bleiben, sind wenigstens die primären Gonodukte ebenfalls ursprünglich paarig, während ihre sekundär entstandenen ektodermalen Abschnitte, die sich erst nachträglich mit den primären Genitalausführ-

wegen verbinden, wenigstens in ihren proximalen (der Genitalöffnung näher gelegenen) Teilen unpaar sind und bei niederen Insekten (*Lepisma*) nach Heymons schon von Anfang an median und unpaar angelegt werden, ein Verhalten, das auch bei höher spezialisierten Insekten (Pterygogenea) beobachtet wurde. Trotzdem erscheint jedoch die Auffassung nicht unmöglich, daß auch die sekundären Gonodukte ursprünglich paarig waren, selbst wenn embryonal eine paarige Anlage nicht mehr konstatiert werden kann. Nach Nusbaum (1882) entstehen bei *Lipeurus* alle später unpaaren Teile (Uterus, Penis, Receptaculum seminis, unpaare Drüsen usw.) aus paarigen Anlagen.

Bei den Insekten scheint im allgemeinen das Verhältnis der ektodermalen (sekundären) Gonodukte zu den mesodermalen (primären) derart zu sein, daß die primären Gonodukte um so mehr zurückgehen, je mächtiger sich die sekundären entfalten, und daß mit der höheren (weniger primitiven) Organisationsstufe die sekundären Gonodukte immer mehr an Bedeutung gewinnen, ja die primären ganz verdrängen können, während ursprünglich, wie z. B. bei den Ephemeriden, nur primäre Ausführungswege existierten und in ihrer ganzen Ausdehnung paarig blieben (vgl. Ephemeriden und Dermapteren in der speziellen Darstellung). So fand Brüel (1897), daß die gesamten Gonodukte bei *Calliphora* (Diptera) ektodermaler Herkunft seien, und es scheint, als träfe dasselbe auch für andere Dipteren, für Hemipteren und Hymenopteren zu. Daß unter diesen Umständen vorläufig noch bei fehlender Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Genitaltraktus aller zu vergleichender Insekten nur eine rein morphologische Analogisierung, aber keine Homologisierung der einander topographisch entsprechenden Abschnitte der Gonodukte vorgenommen werden kann, die auch in der Terminologie zum Ausdruck kommt, leuchtet ein (vgl. Coleoptera im speziellen Teil!).

Während die Mehrzahl der Insekten ovipar ist, d. h. Eier ablegt, aus welchen früher oder später die Larven oder Jugendformen hervorgehen, gibt es eine Reihe von Arten aus verschiedenen Ordnungen, bei welchen die Embryonalentwicklung im mütterlichen Körper mehr oder minder weit vorschreitet und das junge Tier sofort nach der Geburt aus eigenen Mitteln lebt. Diese Viviparität, welche bei Orthopteren, Ephemeriden, Hemimeroideen, Coleopteren, Dipteren, Lepidopteren, Strepsipteren, und Rhynchoten, also in weiter Verbreitung nachgewiesen ist, bleibt nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung des mütterlichen Genitaltraktus, dessen Leitungswege und Anhangsorgane eine mehr oder minder tiefgreifende Veränderung erfahren können. Die Brut entwickelt sich entweder in den Ovarialröhren oder im Gonodukt (Uterus), bei den pädogenetischen Cecidomyidenlarven jedoch in der Leibeshöhle der Mutter, aus der sie unter Platzen der mütterlichen Haut entleert werden. Auch bei den Strepsipteren findet die Entwicklung in der Leibeshöhle, die Entleerung (Geburt) aber durch Vermittlung eines Brutkanales statt (vgl. den speziellen Teil). — Wo Viviparität mit Parthenogenese vorkommt wie bei den Aphiden, fehlt den agamen Weibchen das Receptaculum seminis, welches den befruchtungsfähigen Weibchen eigen ist. Bei *Blabera* (Blattidae) wird der unpaare Gonodukt zu einem mächtigen Brutsack erweitert, bei *Hemimerus* kommt es zur Ausbildung einer Placenta. Der *Chrysomela hyperici* Forst. fehlt (nach Holmgren im Zusammenhange mit der Viviparität) das Receptaculum seminis, bei den viviparen Musciden erfährt der unpaare Oviduct eine

mehr oder minder beträchtliche Vergrößerung; am Uterus von *Melophagus* treten die sogenannten Milchdrüsen auf, deren Sekret zur Ernährung der Brut dient. — Die hier nur kurz erwähnten Modifikationen werden bei den einzelnen Ordnungen eingehender besprochen.

Bei den Insekten gilt es als Regel, daß erst die erwachsenen Tiere (Imagines) geschlechtsreif werden. Es gibt aber Ausnahmefälle, in welchen die Entwicklung der Geschlechtsorgane beschleunigt wird, und im extremsten Falle kann dann selbst bei der Larve holometaboler Insekten schon die Fortpflanzungsfähigkeit erworben werden. Alle diese Fälle der Frühreife oder Paedogenesis sind auffallender Weise auf parthenogenetischer Basis entstanden, d. h. die Frühreife betrifft nur die nicht befruchtungsbedürftigen Weibchen, und bei der obligatorischen Parthenogenese kommt die männliche Generation ganz zum Fortfall. Die Paedogenesis der Cecidomyiden (von Wagner 1861 entdeckt) besteht darin, daß mehrere Generationen von Larven aufeinander folgen, welche stets partheno-pädogenetisch wieder nur Larven produzieren, bis eine zweigeschlechtliche Generation mit männlichen und weiblichen Imagines auftritt, die wieder die Eltern mehrerer pädogenetischer Larvengenerationen werden (hinsichtlich des Baues der Genitalorgane vgl. Diptera).

Die überwiegende Mehrzahl der Insekten ist getrennten Geschlechtes. Hermaphroditen kommen nur ausnahmsweise als Abnormitäten und ziemlich selten vor (vgl. O. Schultz 1897); doch gibt es auch normale Zwitter (*Termitoxenia*). — Das gelegentliche Auftreten von Zwittern erklärt sich z. T. aus der von Heymons (1899) dargelegten Tatsache, daß die Anlage der Gonaden hermaphroditisch ist; phylogenetisch würde dann die Trennung der Geschlechter auf der Unterdrückung der männlichen oder weiblichen Organe und auf entsprechender ausschließlicher Entwicklung der Gonaden nur eines Geschlechtes beruhen. Die Hermaphroditen würden dann atavistische Formen repräsentieren, deren Auftreten durch die ontogenetische Tatsache der zwittrigen Genitalanlage begünstigt wird.

Der Grad des Hermaphroditismus kann ein sehr verschiedener sein, indem bald männliche, bald weibliche Geschlechtsorgane in höherem oder geringerem Grade überwiegen. Sehr interessant ist die Tatsache, daß es bei den Insekten somatische Zwitter gibt, welche mit Rücksicht auf ihre Gonaden eingeschlechtlich sind, dagegen in ihrem Körperbau männliche und weibliche Geschlechtscharaktere gemischt aufweisen.

Hermaphroditen sind in größerer Anzahl von Lepidopteren beschrieben worden (zusammengestellt von Wenke 1906). Fig. 336 gibt den zwittrigen Genitalapparat eines Hermaphroditen von *Saturnia spini* Schiff. wieder. — Paoli (1906) berichtet von Gynandromorphismus bei Forficuliden[1]); bei den Sexuales von *Chermes* wurde er von Cholodkowsky (1902) nachgewiesen; auffallenderweise besitzen diese Hermaphroditen statt der sonst nur in der Einzahl vorhandenen Ovarialröhren deren zwei, während Hoden und Vas. def. einseitig entwickelt sind (Fig. 337). — Bei den Ameisen sind die Zwitterbildungen deshalb von besonderem Interesse und von sehr weitgehender Mannigfaltigkeit, weil Hermaphroditen nicht nur zwischen männlichen und weiblichen Tieren, sondern auch zwischen Arbeitern und Männchen auftreten. In der Regel scheinen hier gemischte Hermaphroditen vorzukommen.

[1]) Die Abhandlung war mir nicht zugänglich.

Man hat folgende vier Formen des Hermaphroditismus bei den Insekten unterschieden:

1. Hermaphroditen, welche rechts weiblich, links männlich sind oder umgekehrt (laterale Hermaphrod.).

2. Hermaphrod., die dorsal weiblich, ventral männlich sind oder umgekehrt (transversale Hermaphrod.).

3. Hermaphrod., die vorn männlich, hinten weiblich sind oder umgekehrt (frontale Hermaphrod.).

4. Hermaphrod. mit unregelmäßiger Verteilung der Geschlechtsanteile (gemischte Hermaphrod.).

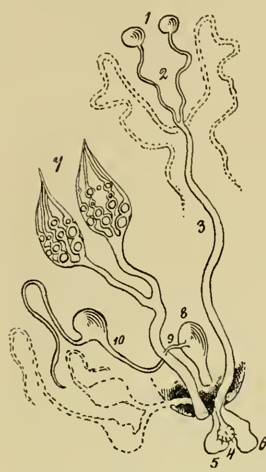


Fig. 336.
Hermaphroditische Geschlechtsorgane von *Saturnia spini* Schiff. (Nach Standfuß 1898 aus Wenke 1906.) Das Vorhandensein der punktiert wiedergegebenen Organe ist unsicher.

1 Hoden. *2* Vasa deferentia, verkürzt. *3* Ductus ejaculatorius, verkürzt. *4* Penis, gut entwickelt. *5* kleine linke Valva. *6* rechte Valva, gut entwickelt. *7* Ovarien, verkümmert, mit einigen gut entwickelten und einigen verkümmerten Eiern. *8* Bursa copulatrix, verschlossen. *9* Ductus seminalis. *10* Receptaculum seminis.

Während der Hermaphroditismus in der Regel anormalerweise auftritt, wurde durch die Untersuchungen von Wasmann (1901) festgestellt, daß bei der Gattung *Termitoxenia* (Diptera) ein normaler Hermaphroditismus herrscht, daß Hoden und Ovarien in demselben Tier entwickelt und funktionsfähig sind. „Ein gut entwickelter unpaarer Hoden

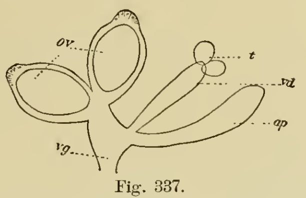


Fig. 337.
Zwittrige Genitalorgane von *Chermes strobilobius* Kalt. Halbschematisch; stark vergr. (Cholodkowsky 1902.)

OV Eiröhren. *vg* Vagina. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *ap* männliche Anhangsdrüse.

ist bei allen Individuen vorhanden; die in ihm erfolgende Spermatozoenbildung scheint mit fortschreitender Entwicklung des Ovars keine Unterbrechung oder Rückbildung zu erfahren. Das paarige Ovarium weist beiderseits nur je eine Eiröhre auf" (Aßmuth 1910).

Bei den sozialen Insekten (Termiten, Ameisen, Wespen, Bienen) unterscheidet man außer den beiden Geschlechtern noch die sogenannten Arbeiter, weibliche Individuen, deren Geschlecbtsorgane, mit denen der normal entwickelten Weibchen (Königinnen) verglichen, verkümmert erscheinen, wenn auch diese Verkümmerung nicht so weit zu gehen braucht, daß eine Erzeugung von Nachkommen völlig ausgeschlossen wäre (vgl. Hymenoptera).

B. Der histiologische Bau der Gonaden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Unterschiede im geweblichen Aufbau der männlichen und weiblichen Keimdrüsen erst in vorgeschrittenen Entwicklungsstadien in Erscheinung treten, während die Urkeimzellen in Ovarien und Hoden anfangs keine Verschiedenheit erkennen lassen. Auch die Anlage des Hodens und Ovariums erfolgt nach den Angaben der Autoren in sehr übereinstimmender Weise (*Lepisma*, Orthoptera, Odonata, Lepidoptera usw.).

Wir geben im Folgenden eine Übersicht des geweblichen Aufbaus der Keimdrüsen, ohne der Darstellung der Oo- und Spermatogenesis vorzugreifen.

I. Hoden.

Die Wand jedes Hodenfollikels besteht bei den Lepidopteren aus einer sehr feinen, strukturlosen, durchsichtigen Tunica propria, welche kleine Kerne enthalten kann und hier und da in das Hodeninnere zellige Auswüchse entsendet (vgl. Diptera). Der Hohlraum des Follikels enthält eine wasserklare seröse Flüssigkeit, in welcher die Genitalzellen suspendiert sind. Die in die Hoden eintretenden Tracheen durchbohren nie die Tunica propria und treten somit nicht in das Follikellumen ein (gegen Tichomiroff), finden sich aber reichlich in den Hüllen, welche die einzelnen Follikel und den gesamten Hoden umgeben. Diese Hüllen sind bei den Gattungen und Arten nicht übereinstimmend entwickelt. Bei *Vanessa urticae* L. kann man von außen nach innen folgende Schichten unterscheiden: 1. „Eine gemeinschaftliche aus Tracheen bestehende Hülle (tracheale Hülle), wo die Tracheen zum Teil zu einer chitinösen Membran zusammenwachsen, bei den Arctiiden aber ein Geflecht bilden, deren flach gedrückte Stämme noch Luft führen können und deren Matrixzellen nur stellenweise zu einer durchsichtigen Membran verschmelzen. — 2. Eine gemeinschaftliche. aus dem Fettkörper bestehende Hülle, die z. B. bei *Lycaena* und *Limenitis populi* L. fehlt. — 3. Eine für jeden Follikel separate chitinige sehr tracheenreiche Hülle." Auf Schnitten erscheint diese Hülle bei manchen Lepidopteren geschichtet. Sie geht aus der Konkrescenz der Matrixzellenschicht der Tracheen mit nachfolgender Chitinisierung hervor. Das in dieser „chitinösen Hülle" abgelagerte Pigment hat stets dieselbe Farbe wie das epidermale Pigment der Haut. — 4. Die Membrana propria der Follikel. — Die Hodenhüllen (exkl. Tunica propria) sind ein Produkt der Tracheenmatrixzellen und können als „Scrotum" bezeichnet werden. Übrigens ist aber auch Bindegewebe am Aufbau der Hodenhüllen beteiligt (Cholodkowsky 1884, 1905).

Cholodkowsky (1905) konstatierte bei einer größeren Anzahl von Dipteren, daß der Hoden nur aus einem einzigen Follikel besteht, der bald lang und röhrenförmig (*Asilus*, *Laphria*, *Myopa*), bald in viel kürzerer und gedrungenerer Gestalt erscheint (*Musca*, *Calliphora*, *Leptis*, *Dolichopus*, *Empis*, *Volucella*, *Thereva*, *Tipula*, *Culex* u. a.). Die Wand des Hodens hat nicht überall den gleichen Bau. „Sehr konstant ist eine dicke, feste, meist pigmentierte Hodenkapsel, welche bei gewissen Arten durch eine viel dünnere und mehr lockere Haut ersetzt wird (*Tipula*), selten aber ganz zu fehlen scheint (*Culex*). Fast ebenso konstant ist die wandständige Epithelschicht, die mit dem Epi-

thel des Vas. def. zusammenhängt, selten aber in der ganzen Peripherie des Hodens gleichmäßig entwickelt ist (*Tipula, Culex, Volucella*), indem das Epithel nach vorn meist immer niedriger wird, um in vielen Fällen im blinden Vorderende des Hodens ganz zu verschwinden (*Calliphora, Laphria, Asilus, Sarcophaga, Empis* u. a.). In den meisten Fällen sendet dies Epithel zellige Fortsätze in die Innenhöhle des Hodens, in welcher dieselben ein System von unvollständigen verästelten Scheidewänden bilden, die bei verschiedenen Dipteren in sehr verschiedenem Grade (sehr stark z. B. bei *Therevа*, auffallend dick bei *Leptis*) entwickelt sind. Außer diesen zwei Schichten (Hodenkapsel und Epithel) kann die Wand des Hodenfollikels noch durch Fettkörperzellen und durch eine äußere (bei *Laphria* beide Hodenröhren gemeinsam umfassende) Pigmenthülle verstärkt werden."

Fig. 338.
Sagittalschnitt durch den Hoden eines Embryos, wenige Tage vor dem Ausschlüpfen (*Bombyx mori* L.). Vergr. 500 : 1. (Grünberg 1903.)

Apz Apikalzelle. *HK* Hodenkörperchen. *Bgn H* bindegewebige Hülle. *Ag* Ausführungsgang. *KlK* kleinere Kerne in dem Raum zwischen den Genitalschläuchen und dem Ausführungsgang. *HM* Hüllmembran. *Spg* Spermatogonien.

Im Inneren der Hodenschläuche sind schon bei dem Embryo die Spermatogonien und in jedem Follikel eine Apikalzelle (*Bombyx mori* L.) entwickelt (Fig. 338, 339). Alle zelligen Elemente liegen in einer gleichmäßigen feinkörnigen Plasmamasse eingebettet, welche dem Cytoplasma der Keimzellen entspricht. Zwischen ihnen findet man die sogenannten Hodenkörperchen (La Valette St. George), intensiv färbbare Körnchen von verschiedener Größe in deutlichem, hellem Hofe. Sie liegen vereinzelt und zerstreut im Hoden, kommen aber auch im Ovarium vor (Grünberg 1903).

Fig. 339.
Apikalzelle aus dem Hoden einer Raupe von *Bombyx mori* L.; vergr. (Cholodkowsky 1905.)

me Verbindungsstelle der Apikalzelle mit der Hülle des Hodenfollikels. *nap* zentraler Kern der Apikalzelle. *k* die von der Apikalzelle aufgenommenen Kerne der Nachbarzellen. *me* Hodenkapsel (Membrana externa). *ap* Apikalzelle. *sp* Spermatogonien.

Die Apikalzelle liegt am vorderen verbreiterten Ende jedes Hodenfollikels als selbständige Zelle. Sie ist eine umgewandelte Urkeimzelle, welche auch im Ovarium der Lepidopteren angelegt wird. Im Hoden hat sie die Bedeutung einer Hilfszelle, welche die Ernährung der Keimzellen übernimmt und dieser Aufgabe entsprechend zu bedeutender Größe heranwächst. „Ihre Tätigkeit als solche kann eine doppelte sein: durch Aufnahme von Material und Verarbeitung desselben übt sie eine assimilierende Tätigkeit aus; außerdem kann sie durch selbständige Produktion von Nährsubstanz die Bedeutung einer sezernierenden Nährzelle gewinnen." An dieser Tätigkeit ist der Kern unmittelbar beteiligt. Später (Ende der Larvenperiode oder während der Puppenperiode) fällt die Nähr- oder Apikalzelle der Degeneration anheim, und mit ihr geht ein Rest von Keimzellen zugrunde (Grünberg 1903).

Über das Verhalten der Apikalzelle im Ovarium macht Grünberg folgende Angaben: „Im Ovarium bleibt die Apikalzelle im wesentlichen funktionslos; sie erfährt keine merkenswerte Weiterentwicklung, tritt auch nicht in Beziehung zu den Keimzellen. Am Ende der Larvenperiode beginnt die Apikalzelle im Ovarium ebenfalls zu degenerieren. Auch hier geht eine Anzahl von Keimzellen mit ihr zugrunde."

Die Apikalzelle (oder Versonsche Zelle) ist bei den Asiliden (*Asilus*, *Laphria*) am stattlichsten, etwas weniger bei *Thereva* entwickelt, während sie bei den Musciden stark reduziert erscheint. Im Gegensatz zu den Lepidopteren, bei welchen diese Zelle nur dem Larven- und Puppenstadium eigen ist, bleibt sie bei *Laphria* und *Asilus* auch während des Imagozustandes in Funktion. Cholodkowsky (1905) macht darauf aufmerksam, daß diese Zellen nicht von Verson, sondern von Spichardt (1886) zuerst gefunden und als „Keimstelle" bezeichnet worden sind. Wir nennen diese Spichardtschen Zellen mit Grünberg (1903) Apikalzellen. Cholodkowsky hält sie für genetisch den Ursamenzellen gleichwertig; sie liefern aber keine Spermatiden, sondern haben phagocytäre und nutritive Bedeutung.

Cholodkowsky (1905) fand ferner im Dipterenhoden dotterähnliche Kugeln enthaltende oder stark vakuolisierte Zellen, die er als Nährzellen anspricht und vom Epithel des Hodens ableitet. Auch frei zwischen den Spermatozoen gelegene, dotterähnliche Kugeln, welche sicher vom Hodenepithel stammen, konnte er nachweisen (*Tipula*).

Etwas abweichende Verhältnisse im geweblichen Aufbau des Hodens konnte Demokidoff (1902) bei *Tenebrio molitor* L. feststellen. Die sehr kleinen Hoden der Larve liegen frei in Fettkörperlappen des 9. und 10. Segmentes und bestehen aus je sechs Follikeln, deren jeden eine kernlose Membrana propria umgibt, während der Innenraum von einander gleichgestalteten Ursamenzellen lückenlos ausgefüllt ist. Nur am blinden Ende jedes Follikels befindet sich ein der Membran anliegender, linsenförmiger Körper, der gleichsam eine Verdickung derselben darstellt und sich nach außen deutlich sichtbar vorwölbt. Dieser Körper (Demokidoff's „Linse") ist von mehr oder minder deutlich faseriger Struktur und enthält 3—5 unregelmäßig angeordnete Kerne. Mit der Apikalzelle der Lepidopteren, Dipteren und Coleopteren, die hier vollständig fehlt, hat diese „Linse" nur insofern Ähnlichkeit, als sie bei älteren Larven in der späteren Reifungszone der Spermatogonien liegt und sich daher der ganze Inhalt des Follikels um sie zu konzentrieren scheint (Fig. 340). Später geht dann von der „Linse" aus durch die Samenzellen ein (scheinbar bindegewebiger) faseriger Strang hindurch,

der sich im zentralen Teile des Follikels verliert und in welchen kurz vor der Verpuppung Tracheen hineinwachsen. Eine Beziehung der „Linse" zur Spermatogenese scheint nicht zu bestehen und sie dürfte mit dem Strange nur als Stützorgan dienen, eine Funktion, die von Toyama auch der Apikalzelle zugeschrieben wird. — Bei den Hoden anderer Käfer vermochte Demokidoff das Eindringen von Tracheen nicht festzustellen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Hoden der Insekten vielfach auffallend und von ihrer Umgebung abweichend gefärbt sind. Bei den Lepidopteren ist das den Hodenhüllen angehörige Pigment gewöhnlich körnig und tritt in fast allen Farben auf (exklus. Braun und Grün). Das grünliche (*Gastropacha quercus* L.) oder bräunliche (*Sphinx elpenor* L.) Pigment scheint nicht körnig, sondern diffus zu sein. — Die Färbung der Hoden ist übrigens nicht immer konstant, sondern kann mit dem Entwicklungszustande wechseln. Dies konstatierte Paulmier bei *Anasa tristis* (Aut.?; Hemiptera), de Sinéty bei Phasmiden; hier ist bei *Leptynia attenuata* Pant. der Hoden des jungen Tieres weiß, wird dann mehr und mehr gelb und erscheint schließlich safrangelb.

L

Fig. 340.
Schnitt durch einen Teil des Hodens von *Tenebrio molitor* L. Vergr. (Demokidoff 1902.)
L sogen. Linse.

II. Ovarien.

Der histiologischen Darstellung der weiblichen Keimdrüsen legen wir hier die gut bekannten Verhältnisse zugrunde, die uns bei den Hemipteren entgegentreten; andere Insekten werden zum Vergleich herangezogen.

Die Ovarialröhre ist wie der Endfaden von einer Peritonealepithelhülle umgeben, welche bei Larven und Jugendformen mehrschichtig ist und aus rundlichen Zellen besteht, später aber infolge der Streckung der Eiröhre einschichtig wird und sich aus abgeplatteten Zellen aufbaut, weil nur noch eine geringe Vermehrung der peritonealen Zellen stattfindet. Diese „peritoneale Hülle" der Autoren, welche außer den Hemipteren den meisten Insekten zukommt, fehlt in einigen Fällen ganz (Mallophagen, Pediculiden, *Perla*, *Nemura*, *Baëtis*, *Coccus*). Nach innen vom Peritonealepithel liegt die Tunica propria, die sich aus zwei strukturlosen Lamellen zusammensetzt, welche bei jungen Tieren und „Larven" durch eine Schicht von Peritonealepithelzellen getrennt sind, die später degeneriert. Die innere Tunicalamelle wird (wenigstens teilweise) von einer Schicht wandständiger Zellen der Endkammer gebildet, die ebenfalls dem Peritonealepithel angehören. „Von den beiden Tunicalamellen umfaßt die innere die Endkammer, während die äußere an den Endfaden herantritt und sich mit der Tunica desselben vereinigt" (Fig. 341); oder die innere Tunicalamelle geht in die Tunica des Endfadens über, während die äußere dem Endfaden parallel (Fig. 342) läuft (Köhler 1907). Die Abgrenzung der Endkammer gegen den End-

faden durch die Tunica propria kann in manchen Fällen fehlen (z. B. Mallophagen).

Die voneinander wohl abgegrenzten Zellen des Endfadens sind den Peritonealepithelzellen gleichzusetzen und von gleicher Herkunft wie die Epithelzellen, welche die Endkammer auskleiden; sie haben mit den Geschlechtszellen der Endkammer nichts zu tun, eine Tatsache, die wohl für alle Insekten zutrifft. Der Endfaden ist nichts anderes als ein elastisches Band, das zur Anheftung und Streckung der Ovarialröhren dient (Köhler 1907). Bei der Imago können seine Zellen eine Degeneration unter Schwund der Kerne und Zellgrenzen erfahren (z. B. *Haematopinus* nach Groß 1905).

Die Endkammer besteht aus einem Komplex von wohlbegrenzten Zellen. Sie ist von einer Epithelwand bekleidet, die von Peritonealzellen gebildet wird; die Wand besteht also aus somatischen Zellen, während alle übrigen Zellen der Endkammern den Charakter von Ge-

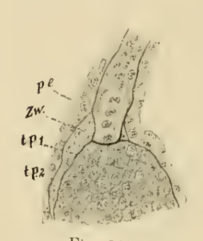


Fig. 341.
Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines jungen *Lygaeus saxatilis* Scop. ♀. Vergr. 180 : 1. (Köhler 1907.)
pe Peritonealepithel. *Zw* Zwischenschicht. *tp₁* innere, *tp₂* äußere Lamelle der Tunica propria.

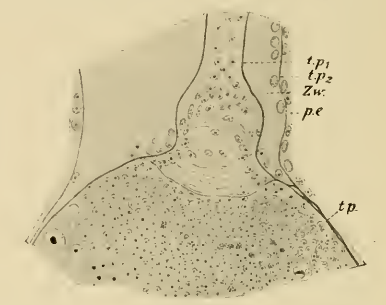


Fig. 342.
Längsschnitt durch die Endkammerspitze einer alten *Nepa cinerea* L. ♀. Vergr. 200 : 1. (Köhler 1907.)
tp₁ innere, *tp₂* äußere Lamelle der Tunica propria. *Zw* Zwischenschicht. *pe* Peritonealepithel. *tp* Tunica propria.

schlechtszellen haben. Die Wand- oder Follikelzellen (somatische Zellen) „bilden einerseits die Tunica propria, andererseits durch einen Wucherungsprozeß das Keimlager bzw. die Eikammerwände". Die eigentliche Endkammer ist mit Geschlechtszellen angefüllt. „Diese differenzieren sich — bereits im embryonalen Zustande — in Keimzellen und Nährzellen. Die Differenzierung geht allem Anscheine nach so vor sich, daß nach vorn die Nährzellen, nach rückwärts die Keimzellen gelagert werden" (Köhler). Auch nach Heymons' (1891) Untersuchungen an *Phyllodromia germanica* L. existieren in den Geschlechtsdrüsen von vornherein Genitalzellen und Epithelzellen vollständig unabhängig voneinander. Zu demselben Resultate kommt Giardina (1901) mit Rücksicht auf das Verhalten von *Dytiscus* und Daiber (1905) durch Untersuchung von *Bacillus rossii* Fabr. und anderen Orthopteren. Auch Grünberg (1903) läßt die aus den Urkeimzellen der Lepidopteren hervorgehenden Oogonien nur Oocyten und Nährzellen liefern und Follikel- und Keimzellen gesonderten Ursprungs sein. Ebenso tritt Groß auf Grund seiner vielfachen Studien an Insektenovarien für diese schon von Leydig (1867) ausgesprochene Auffassung ein. — Dem-

gegenüber wird neuerdings wieder die von einer Anzahl älterer Autoren vertretene Ansicht durch Paulcke (1900) verteidigt, daß Ei-, Nähr- und Epithelzellen bei der Bienenkönigin aus gleichartigen Elementen des Endfaches hervorgehen.

Die Nährzellen wachsen unter gleichzeitiger Differenzierung heran und zerfallen dann zu dem sog. „protoplasmatischen Raum" im Zentrum der Endkammer. Dieser besteht also aus Nährsubstanzen, welche die aufgelösten Nährzellen liefern, und zeigt eine eigentümliche fibrilläre Struktur, welche durch Strömung hervorgerufen wird (Groß 1901). — Die Keimzellen umgeben sich mit Follikelzellen (= somatischen Zellen), die vom Peritonealepithel abstammen, und jedes Ei bildet mit seinem Follikel eine Eikammer oder ein Eifach. Durch die Entwicklung dieses Eifaches wird die Endkammer mit ihrem gesamten Inhalt nach vorn geschoben; zwischen das zuerst gebildete Eifach und die Endkammer schiebt sich dann das zweite Eifach usw. Ein Teil der Follikelzellen bleibt hierbei am hinteren Ende der Eiröhre liegen und bildet hier einen Zellpfropf. Zunächst sind die Follikel noch mehrschichtig, infolge des Wachstums der Oocyte aber ordnen sich die Follikelzellen schließlich zu einer Schicht. Anfangs stehen die Oocyten noch durch Nährstränge mit dem „protoplasmatischen Raum" der Endkammer in Verbindung, später werden sie jedoch vollständig vom Follikelepithel eingehüllt, und jene Verbindungsstränge verschwinden.

Nach Korschelt, Groß u. a. findet eine weitere Ernährung der Eizelle durch Sekrete der Follikelzellen statt, die von anderer Seite bestritten wird (Leydig 1867. Will 1886. Paulcke 1900. Köhler 1907).

Es scheint übrigens, als verhalte sich das Follikelepithel nach dieser Richtung hin tatsächlich verschieden; denn neben Fällen, in welchen dessen Beteiligung an der Ernährung der Eizelle nach den empirischen Befunden wohl mit Recht bestritten wird, gibt es andere, in welchen sie kaum geleugnet werden kann. Da, wo die Nährzellen vollständig fehlen (z. B. *Bacillus rossii* Fabr.), darf man wohl eine ernährende Tätigkeit der Follikelzellen annehmen, welche durch Daiber's (1905) Beobachtungen auch wahrscheinlich gemacht wird. Ebenso spricht sich schon vor Daiber Korschelt (1884, 1886, 1887, 1891) dahin aus, daß wenigstens da, wo Nährzellen fehlen und die Eier vollständig vom Follikelepithel umschlossen werden, diese letzteren dem Ei Nährstoffe übermitteln müssen; diese Auffassung stützt er durch eine Reihe empirischer Befunde an *Pyrrhocoris apterus* L., *Decticus bicolor* Phil. u. a. Insekten. Bei *Melolontha vulgaris* F. sind Nährzellen nicht vorhanden, und das Ei wird während seines Wachstums allseitig von Epithelzellen umschlossen, welche ihm Nährstoffe (wohl in flüssiger Form) übermitteln. Dabei können zuweilen Zerfallsprodukte überschüssiger Oocyten Verwendung finden (Mollison 1904). Bei anderen Lamellicorniern (*Rhizotrogus solstitialis* L., *Geotrupes stercorarius* L. — nach Korschelt 1887, Rabes 1900, Mollison 1904) wird die ernährende Oberfläche des Epithels durch Faltenbildung vergrößert. — Man wird demnach im ganzen wohl annehmen dürfen, daß da, wo Nährzellen die Ernährung des Eis vorwiegend übernehmen, die substanzzuführende Tätigkeit des Epithels in hohem Grade oder auch ganz zurücktritt, während sonst die Funktion der fehlenden Nährzellen durch die Follikelzellen geleistet wird, mindestens derart, daß sie den Zutritt der Nährstoffe zum Ei vermitteln. Damit soll natürlich nicht behauptet werden, daß die An-

wesenheit von Nährzellen die stoffzuführende Tätigkeit der Follikelzellen vollkommen ausschließe.

Nachdem das Ei die Dotterhaut ausgebildet hat, sezernieren die Follikelzellen das Chorion oder die Eischale, wobei sie eine besondere Differenzierung erfahren und zu Doppelkernzellen werden (Köhler).

Übrigens ist das Verhalten der Nährzellen keineswegs bei allen Insekten dasselbe, ebensowenig wie die Anzahl der Nährzellen, welche zu je einem Ei gehören, überall die gleiche bleibt. Während z. B. auf jedes Ei von *Forficula* nur eine Nährzelle kommt, zählte Paulcke (1900) deren ca. 48 bei der Bienenkönigin: bei dieser fehlt der zentrale „protoplasmatische Raum", die Kerne der Nährzellen sind in gleichlaufende Plasmazüge eingebettet, nachdem die Zellgrenzen verschwunden sind. Die Stelle des „protoplasmatischen Raumes" nehmen die wachsenden Eizellen ein. Weiterhin werden dann in den Plasmazügen wieder Zellgrenzen sichtbar, und die Nährzellen ordnen sich zwischen die auseinander-

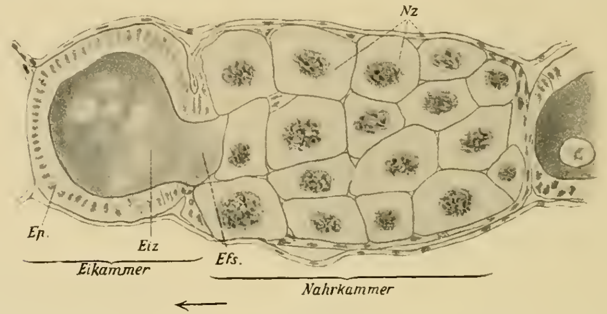


Fig. 343.

Schnitt durch ein Nährfach und zwei Eifächer von *Apis mellifica* L. ♀. Die Fortsatzbildung der Eizelle beginnt; Übergang der Nährzellen zu ihrer sekretorischen Tätigkeit. Vergr. (Paulcke 1900.)

Ep Epithel. *Eiz* Eizelle. *Efs* Eifortsatz. *Nz* Nährzellen.

rückenden Eizellen, wodurch die erste Sonderung von Ei- und Nährkammern stattfindet. Die Kammerung erfolgt dann unter Eingreifen des Epithels; dieses wuchert von der Eiröhrenwand aus vor (d. h. proximalwärts von) je einem Ei einwärts und bildet eine Scheidewand; zwischen je zwei Scheidewänden liegt dann das Ei mit seinen Nährzellen, welche eine halbhohlkuglige Kappe um das Ei bilden. Weiterhin schnürt sich das Epithel hinter dem Ei (d. h. vom Ei nach dem blinden Ende der Ovarialröhre zu) derart ein, daß eine Ei- und eine Nährkammer entsteht; beide bleiben nur durch eine kleine Öffnung miteinander in Kommunikation, durch welche das Ei einen kleinen Fortsatz in die Nährkammer entsendet (Fig. 343). Mit dem Beginn der Abkammerung wachsen die Nährzellen, ihre Kerne werden lappig, und die Nährkammer übertrifft die Eikammer an Größe um das 2—3 fache. Indem nun Nährsubstanzen an die Eizelle abgegeben werden, wächst diese heran, ohne daß hier wie bei anderen Insekten mit ähnlich gebauten Eiröhren schließlich eine Verödung der Nährzellen erfolgt. Diese wachsen vielmehr zunächst noch beständig; erst „kurz bevor die Eier aus den Tuben in

den Eileiter treten, wird plötzlich der ganze Inhalt der Nährkammer durch die vom Eifortsatz in der Follikelepithelhülle offen gehaltene Pforte in die Eikammer entleert, und wir finden noch deutlich erkennbar die geformten Elemente der Nährzellen in der Eizelle". Hier verschwinden die Nährzellen bald, d. h. sie werden zu Dotter. Infolge des Schwundes der Nährkammern stößt dann wie in den Insektenovarien einfacherer Bauart Eikammer an Eikammer.

Nach Brandt's (1874) Vorgang hat man die Eiröhren, in welchen Nährzellen ganz fehlen, als panoistische bezeichnet und ihnen als meroistische diejenigen Ovariolen gegenübergestellt, in welchen Nährzellen auftreten. Die meroistischen Ovariolen, welche mehrere mit den Eikammern alternierende Nährkammern aufweisen, nennt Groß (1903) polytroph, die mit nur einer endständigen Nährkammer telotroph.

Panoistisch sind die Ovariolen bei *Japyx*, *Machilis*, bei den Orthopteren, Odonaten, Thysanopteren, Ephemeriden, Plecopteren. — Polytrophe Eiröhren besitzen: *Campodea*, die Dermapteren, Mallophagen Psociden, Panorpata, *Chrysopa*, Trichopteren, Dipteren, Lepidopteren, Coleoptera adephaga, Hymenoptera. — Telotrophe Eiröhren kommen den Hemipteren, *Sialis*, Coleoptera non adephaga, Siphonapteren zu.

Während der Bau der Ovarien bei den Collembolen von dem der übrigen Insekten abweicht, sind bei *Japyx* und *Machilis* sowie auch in der Jugend bei *Lepisma* segmental angeordnete Ovariolen entwickelt, aus welchen das büschelförmige Ovarium phylogenetisch ebenso hervorgegangen sein dürfte, wie es ontogenetisch bei *Lepisma* aus dem metameren Typ entsteht. Daß die jederseits nur in der Einzahl vorhandene Eiröhre von *Campodea* mit Grassi (1884) als phylogenetisch ältestes Stadium anzusehen sei, wird man mit Groß (1903) bezweifeln dürfen, der mit Recht darauf hinweist, daß Ovarien aus nur einer Eiröhre bei den Insekten selten und übrigens in ganz verschiedenen Gruppen vorkommen, und dafür eintritt, daß die metameren Ovarien (*Japyx*, *Machilis*) den primitivsten uns bekannten Bautypus repräsentieren. Dazu kommt noch, daß man die polytrophen Eiröhren von *Campodea* als ursprünglich gebaute nicht anzuerkennen geneigt sein wird, wohl aber die panoistischen von *Japyx* und *Machilis*.

C. Spezieller Teil.

1. Collembola. Recht abweichend von dem für die Hexapoden typischen Bau gestalten sich die Genitalorgane der Collembolen. Sommer, Willem, Tullberg, Lécaillon u. a. verdanken wir Mitteilungen über die Gonaden dieser Apterygotengruppe. Nach Tullberg besteht jedes Ovarium von *Macrotoma plumbea* L. (Entomobryidae) aus zwei Schläuchen, welche miteinander durch eine weite Anastomose verbunden sind. Der innere Schlauch liegt ventral vom Darm und ist zylindrisch: der andere (äußere) erscheint mehr abgeplattet und am Innenrande lappig (Fig. 344). Die beiden kurzen Ovidukte münden in eine gemeinsame „Vagina", zu welcher als accessorisches Organ die Bursa copulatrix kommt. Die Keimzone liegt nicht am blinden Ende des Ovariums.

Bei den Aphoruridae ist jedes Ovarium ein einfacher Schlauch. Die beiden kurzen Ovidukte vereinigen sich am Ende des vierten Abdo

minalsegmentes zu einem kurzen unpaaren Ovidukt mit Vagina, die am 5. Segmente ausmündet. Dem Ende des Ovidukts hängt ein Receptaculum seminis an (Fernald, Willem).

Auch das Ovarium der Poduriden ist einfach sackförmig, und an sein verschmälertes blindes Ende setzt sich ein muskulöser Endfaden als Suspensorium an. Der ausführende Apparat gleicht wesentlich dem der Entomobryiden, und die Vagina trägt ventral ein zweilappiges Anhangsorgan, über dessen Funktion Willem (1900) nichts auszusagen vermag.

Bei den Sminthuriden ist das Ovarium nicht gestreckt, sondern derart zweimal winklig geknickt, daß die so entstehenden drei Abschnitte übereinander liegen. Diese Form dürfte durch die starke Verkürzung des Körpers bedingt sein. — Hinsichtlich der Einzelheiten, die hier nicht Platz finden können, sei auf die Arbeit von Lécaillon (1901) verwiesen.

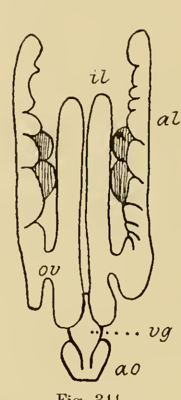


Fig. 344.
Weiblicher Geschlechtsapparat von *Macrotoma plumbea* L. (schematisch, nach Tullberg).

ov Ovarium; *al* äußerer Lappen; *il* innerer Lappen; *vg* Vagina; *ao* Anhangsorgan.

Die durchaus und dauernd ventral gelegenen Hoden von *Anurophorus laricis* Nic. (Fig. 345) ziehen sich vorn je in einen Endfaden aus, der in den Thorax hineinreicht.

Hinten gabelt sich der zylindrische umfangreiche Hoden in zwei Lappen, deren äußerer weit nach hinten (bis fast zur Genitalöffnung) reicht, während sich der innere mit dem der anderen Seite vereinigt und in den unpaaren Ductus ejaculatorius mündet, der sich blasenartig erweitert und kurz bleibt. Die Keimzone liegt an der Außenwand jedes Hodens und bleibt längere Zeit in Funktion, so daß eine wiederholte Kopulation möglich ist (Lécaillon 1902).

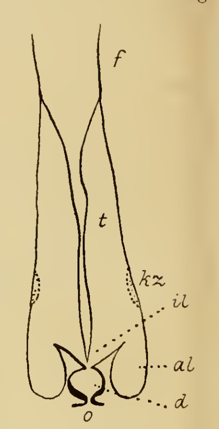


Fig. 345.
Männlicher Genitalapparat von *Anurophorus laricis* Nic. (schematisch, nach Lécaillon).

f Endfaden; *t* Hodenschlauch; *kz* Keimzone; *al* Außenlappen; *il* Innenlappen; *d* Ductus ejaculatorius; *o* Genitalöffnung.

Bei anderen Collembolen finden sich am inneren Hodenrande ziemlich regelmäßige, von hinten nach vorn gerichtete Lappen. *Podura aquatica* L. besitzt deren fünf, welche durch tiefe Einkerbungen gesondert erscheinen (Willem 1900). — Bei den Entomobryiden besteht nach Tullberg (1872) jeder Hoden aus zwei Schläuchen, welche transversal in weiter Kommunikation miteinander stehen. Eine Peritonealhaut fehlt am Hoden ebenso wie am Ovarium (Lécaillon 1902).

Eine Ausnahmestellung nimmt unter den Entomobryiden *Actaletes* ein. Die Hoden verhalten sich ähnlich wie die der Achorutiden, bestehen





